

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Departamento de Ecología



**BIOLOGÍA DE LOS MACRÓFITOS EMERGENTES EN UN
HUMEDAL SEMIÁRIDO IBÉRICO: LAS TABLAS DE DAIMIEL**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

PRESENTADA POR

María Dolores Ribeiro Orge

Bajo la dirección de los doctores

Miguel Álvarez Cobelas
Santos Cirujano Bracamonte

Madrid



UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA

Tesis Doctoral

**BIOLOGÍA DE LOS MACRÓFITOS EMERGENTES
EN UN HUMEDAL SEMIÁRIDO IBÉRICO:
LAS TABLAS DE DAIMIEL**

Maria Dolores Ribeiro Orge

Madrid, 2004



**UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA**

Tesis Doctoral

**BIOLOGÍA DE LOS MACRÓFITOS EMERGENTES
EN UN HUMEDAL SEMIÁRIDO IBÉRICO:
LAS TABLAS DE DAIMIEL**

Maria Dolores Ribeiro Orge

Madrid, 2004

**UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA**

**CONSEJO SUPERIOR DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS
CENTRO DE CIENCIAS MEDIOAMBIENTALES
REAL JARDÍN BOTÁNICO DE MADRID**

**BIOLOGÍA DE LOS MACRÓFITOS EMERGENTES
EN UN HUMEDAL SEMIÁRIDO IBÉRICO:
LAS TABLAS DE DAIMIEL**

**Memoria que, para optar al grado de
Doctora en Ciencias Biológicas,
presenta Dña. Maria Dolores Ribeiro Orge.**

La Doctoranda:

Dña. Maria Dolores Ribeiro Orge

Visto bueno, los Directores:

Dr. D. Miguel Alvarez Cobelas (Centro de Ciencias Medioambientales, CSIC)

Dr. D. Santos Cirujano Bracamonte (Real Jardín Botánico de Madrid, CSIC)

Visto bueno, el Tutor:

Dr. D. Francisco Javier Acosta Salmerón
(Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, UCM)

Madrid, 2004

Dedicada
aos meus filhos *Lucas* e *Peter*,
a minha mãe *D. Silvia*,
a minhas irmãs e
a *Denis*.

**“O segredo da Verdade é o seguinte:
não existem fatos, só existem histórias.”**

João Ubaldo Ribeiro
Viva o Povo Brasileiro
1984
Editora Nova Fronteira
Rio de Janeiro

AGRADECIMIENTOS

A mis directores de tesis, Dr. D. Miguel Alvarez Cobelas y Dr. D. Santos Cirujano Bracamonte, por la oportunidad que me dieron para realizar esta investigación y el tiempo y los recursos que le dedicaron.

A la *Universidade do Estado da Bahia-UNEB* (Brasil), en especial al *Departamento de Ciências Exatas e da Terra (Campus II)*, por la licencia para cursar el Doctorado.

A la Agencia Española de Cooperación Internacional (AECI), por la Beca MUTIS (octubre/1999 a marzo/2003) para la realización de esta tesis doctoral.

A Denis L. Filer, por todo su apoyo financiero durante la realización del Doctorado.

Al personal del Parque Nacional Las Tablas de Daimiel, y especialmente al Director, D. Manuel Carrasco Redondo, y al Vicedirector, D. Carlos Ruiz de la Hermosa, por la organización general y toda la ayuda prestada en los muestreos de campo.

Al Instituto Tecnológico y Geominero de España, por facilitarme datos sobre los niveles piezométricos del acuífero de La Mancha occidental.

A la Confederación Hidrográfica del Guadiana, por proporcionarme datos de caudales y de calidad del agua de los ríos que afluyen al Parque Nacional.

A los compañeros del CSIC: Dr. D. Jesús Pastor Piñeiro, por haber leído la primera versión del manuscrito; Palmira Riobobos López, por la realización de los experimentos de descomposición y la colaboración en el campo, el laboratorio y con el diseño gráfico; Miriam Moreno Pérez, por la colaboración en los estudios de campo, invernadero y cartografía; Octavio Cedenilla Martín, por los consejos analíticos y parte de los análisis de fósforo en plantas y sedimentos; Angel Rubio Olmo, por sus enseñanzas sobre la técnica analítica para la medida del fósforo en plantas; Jerónimo Sánchez García (2000) y José María Alonso Polvorosa (2001), por las valiosas ayudas en los trabajos de campo y laboratorio.

Al los Profesores del Departamento de Ecología de la Universidad Complutense: Dr. D. Francisco Díaz Pineda, Dr. D. Francisco Bermúdez de Castro, Dra. Dña. Esperanza Martínez Conde y Dr. D. Francisco Javier Acosta Salmerón.

Al personal de la Biblioteca del Centro de Ciencias Medioambientales (CSIC).

A Marta Chirino Argenta, por los dibujos botánicos.

A las amigas y compañeras del Doctorado, Dra. María de las Mercedes Girón Vanderhuck y Annabella Salamanca Villate.

ÍNDICE

Capítulo I.	Introducción	11
I.1	Los humedales y los helófitos	11
	a. Los humedales y su fisonomía	11
	b. Los helófitos y su papel ecológico en los humedales	12
	c. Los niveles de organización y las escalas de observación	13
I.2	Descripción botánica de las especies	18
I.3	Estudios previos sobre la biología de las especies	30
I.4	Planteamiento y objetivos generales de la Tesis Doctoral	35
Capítulo II.	Descripción ambiental del Parque Nacional Las Tablas de Daimiel	37
II.1	Geografía, geología y clima	37
II.2	Hidrología	39
II.3	Química del agua y del sedimento	40
II.4	Los macrófitos acuáticos	41
II.5	Impactos antrópicos	44
Capítulo III.	Material y métodos	47
III.1	El medio abiótico	47
III.2	Escala individual	47
	a. Fenología	49
	b. Crecimiento en invernadero y campo	49
	c. Alometría	51
	d. Almacenamiento de nutrientes	51
	e. Descomposición	52
	f. Plasticidad fenotípica	55
III.3	Escala de las manchas monoespecíficas	56
	a. Densidad, biomasa y su control, producción	56
	b. La dinámica de crecimiento las manchas	58
	c. Las manchas monoespecíficas a largo plazo	60
	d. Cambios en las manchas de mayor tamaño a largo plazo	61

III.4	Escala del humedal	62
	a. Evolución temporal de las principales variables abióticas a largo plazo	62
	b. Evolución temporal de la vegetación a largo plazo	64
	c. Pautas espaciales a largo plazo	65
	d. Indicadores cuantitativos del paisaje a largo plazo	67
	e. Variables de control de la cobertura a largo plazo	69
III.5	Autoecología de las especies	69
Capítulo IV.	Resultados y discusiones parciales	71
IV.1	El medio abiótico	71
IV.2	Escala individual	86
	a. Fenología	86
	b. Crecimiento en invernadero y campo	103
	c. Alometría	114
	d. Almacenamiento de nutrientes	118
	e. Descomposición	134
	f. Plasticidad fenotípica	146
IV.3	Escala de las manchas monoespecíficas	148
	a. Densidad, biomasa y su control, producción	148
	b. La dinámica de crecimiento de las manchas	166
	c. Las manchas monoespecíficas a largo plazo	171
	d. Cambios en las manchas de mayor tamaño a largo plazo	174
IV.4	Escala del humedal	182
	a. Evolución temporal de las principales variables abióticas a largo plazo	182
	b. Evolución temporal de la vegetación a largo plazo	187
	c. Pautas espaciales a largo plazo	192
	d. Indicadores cuantitativos del paisaje a largo plazo	208
	e. Variables de control de la cobertura a largo plazo	212
IV.5	Autoecología de las especies	216
Capítulo V.	Discusión global	222
Capítulo VI.	Conclusiones	234
Capítulo VII.	Bibliografía	240
	Apéndice fotográfico	269

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN

I.1. LOS HUMEDALES Y LOS HELÓFITOS

I.1.a. Los humedales y su fisonomía

De las muchas definiciones de *humedal* que trae cada libro sobre el tema (González Bernáldez, 1992; Mitsch & Gosselink, 2000; Keddy, 2000; Lewis, 2001), elijo la del Convenio Ramsar (www.ramsar.org) por tratarse de un acuerdo internacional de 138 países: "zonas de marisma, turba o agua, naturales o artificiales, permanentes o temporales, con agua estancada o corriente, dulce o salada y que pueden llegar a incluir zonas de agua marina cuya profundidad no excede los seis metros". Es, como se ve, una definición muy poco restrictiva.

Los humedales, por tanto y como se deduce de la definición precedente, están compuestos por agua temporal o permanentemente. Pero el agua sola no puede caracterizar un paisaje. Le faltan las fronteras, los motivos de referencia, las señas de identidad, todo lo que hace reconocible un paisaje. En esa definición de Ramsar se echa en falta algo... las plantas. Las plantas, específicamente las Fanerógamas, con su desarrollo generalizado por las distintas zonas de un humedal, son los elementos que le dan su aspecto característico. Las plantas superiores y el agua son el rostro del humedal. El humedal es la mezcla de agua y plantas; por eso, no es extraño que en muchos humedales se hable de "ojos", combinando ese sinónimo de manantial y de concavidades faciales.

Así que la fisonomía, el aspecto del humedal viene dado por la combinación de plantas y agua. Sin unas y otras, no hay humedal. Tan importantes son las plantas en la fisonomía de los humedales que muchas de las clasificaciones de humedales se han elaborado atendiendo a sus comunidades vegetales dominantes, como hace la Directiva Europea de Habitats 92/43/CEE. Las

clasificaciones más elementales de humedales (Keddy, 2000: p. 18) se basan en su componente vegetal. Así, el ecólogo canadiense nos habla de: *swamps*, *marshes*, *fens* y *bogs*, términos todos ellos de difícil traducción al español o al portugués. Según Keddy, un *swamp* sería un humedal dominado por árboles cuyos suelos encharcados carecen de turba. En un *marsh* lo predominante son las plantas herbáceas, pero sus suelos carecen de turba. Un *bog* es un humedal en el cual predominan los esfagnos, los cuales se asientan sobre suelos muy turbosos y de gran espesor. Un *fen*, por último, es un *marsh* turboso. Obviamente, esta clasificación es una simplificación demasiado tosca, pero lo que me interesa resaltar ahora es su base fundamentalmente botánica. O dicho de otro modo, es el paisaje vegetal lo que caracteriza los distintos tipos de humedal.

Sin embargo, no es demasiado habitual en España que los humedales se estudien desde el punto de vista del paisaje vegetal (pero véase el libro de Cirujano & Medina, 2002). Esta Tesis Doctoral va a abordar el componente vegetal que da su fisonomía característica a uno de los humedales españoles más conocidos: Las Tablas de Daimiel.

I.1.b. Los helófitos y su papel ecológico en los humedales

Las plantas acuáticas emergentes, o helófitos, enraizan en el suelo y tienen las partes basales del tallo sumergidas en el agua, pero las hojas, la porción fotosintética del tallo y los órganos reproductivos son aéreos. El suelo es su fuente exclusiva de nutrientes. La mayor parte de los helófitos son plantas monocotiledóneas.

A los humedales, los helófitos no sólo aportan su fisonomía característica, sino también contribuyen poderosamente a:

1º) Aumentar en cantidades significativas la transpiración local (Sánchez Carrillo *et al.*, 2004).

2º) Limitar la evaporación porque su distribución en manchas reduce el recorrido del viento y el efecto de éste (Anderson & Idso, 1987).

3º) Condicionar los movimientos del agua superficial por el humedal, obstaculizando su decurso e empujándola indirectamente por caminos preferenciales (Kadlec & Knight, 1996).

4º) Modificar el ambiente químico de los sedimentos por la actividad radicular (Mitsch & Gosselink, 2000).

5º) Aportar nutrientes al humedal durante su descomposición (Mason & Bryant, 1974).

6º) Aumentar los sedimentos mediante los restos de su frecuentemente lenta descomposición, contribuyendo poco a poco a colmatar el humedal, si no hay exportación de materiales (Cronk & Fennessy, 2001).

7º) Ser un refugio para multitud de animales, tanto de vida aérea como acuática, bien contra depredadores, bien para ocultar la cría (Dykyjová & Kvet, 1978 y www.ramsar.org).

I.1.c. Los niveles de organización y las escalas de observación

Para empezar, conviene distinguir claramente entre niveles de organización y escalas de observación. El nivel de organización es el lugar que se ocupa en una jerarquía biótica (por ejemplo, organismo, población, metapoblación, etc.). La escala es la dimensión espacial o temporal de un objeto o de un proceso (por ejemplo: metros, kilómetros, días, años, etc.) (Turner *et al.*, 2001).

La biosfera se puede estructurar en niveles de organización (Allen & Hoekstra, 1992): desde el nivel de organización individual, al de población y, de ahí, al conjunto de poblaciones o metapoblación (Hanski, 1999). Dado el carácter fisiónómico de las formaciones vegetales de algunas plantas superiores, como

los helófitos en los humedales (véase el Apartado I.1.a), las metapoblaciones de varias especies de estos helófitos en un hábitat determinado acaban constituyendo el paisaje de una zona húmeda, cuyas relaciones ecológicas se derivan de interacciones múltiples que suceden a distintas escalas espacio-temporales (Levin, 1992).

La biología de las especies, que hasta recientemente se estaba limitando al estudio de organismos individuales y a la obtención de vagos valores promedio que se erigían en la "biología de la especie X", no puede ya reducirse al estudio de los individuos. Los desarrollos recientes de la ecología en la última década han mostrado cómo el crecimiento modular de las especies y su estructuración en manchas se influyen mutuamente (Turner *et al.*, 2001) y cómo los desequilibrios en un nivel de observación (el individuo) se pueden reequilibrar en otro (la mancha o el paisaje) (Sanderson & Harris, 2000). De este modo, lo que antiguamente se consideraba como fundamental en la ecología, el balance de la naturaleza (Williams, 1964), ha pasado a ser sustituido por la dinámica jerárquica de las manchas (Wu & Loucks, 1995) como paradigma del funcionamiento de las comunidades biológicas.

En la biología de las especies se suelen estudiar habitualmente la morfología, anatomía, la fenología, el ciclo vital, la reproducción y, menos a menudo, la fisiología de las mismas (Landolt & Kandeler, 1986, 1988; Lis-Balchin, 2002; Rodewald-Rudescu, 1974). En este último caso, y dadas las dificultades que suele haber para mantener en crecimiento controlado a la mayoría de las especies y el coste desmesurado de ese mantenimiento, los datos de la fisiología suelen proceder de un número muy limitado de representantes de los grandes grupos de plantas. Eso no sucede con los datos anatomo-morfológicos y reproductores, pues constituyen el núcleo de la descripción taxonómica de cada especie. Lo que ya resulta menos frecuente es que los estudios de anatomía y reproducción se hagan cuantitativos, con objeto de evaluar la variabilidad fenotípica de la especie. Sin embargo, en las dos últimas décadas se ha generalizado el concepto de *plasticidad fenotípica* de las especies (Schlichting, 1986) como medio para entender mejor las adaptaciones de una especie a los siempre cambiantes ambientes en que suele vivir. Esto es aún

más útil en el caso de especies que residen en humedales, como los helófitos, debido al carácter fluctuante de éstos -y más en España, donde la irregularidad inherente al clima mediterráneo (Grove & Rackham, 2000) supone siempre unas restricciones y una imprevisibilidad notables en la disponibilidad de agua en los humedales-. Las plantas deben adaptarse a esa impredecibilidad y lo consiguen gracias a la plasticidad fenotípica. Un estudio sobre la biología de las especies en ambientes fluctuantes no puede obviar la plasticidad fenotípica, aunque no la llamen así. Resulta prácticamente obligado el tenerla en cuenta, bien sea de modo implícito (Cirujano & Medina, 2002, sobre la flora acuática de Castilla-La Mancha) o explícito, como se pone de manifiesto en el extenso estudio sobre las especies de helófitos en los estanques de acuicultura piscícola de la antigua Checoslovaquia (Dykyjová & Kvet, 1978).

Por otro lado, la heterogeneidad espacial es clave en el funcionamiento de los ecosistemas individuales y de los grupos de ecosistemas. Los paisajes son mosaicos de manchas que difieren en propiedades ecológicas clave. El tamaño, la forma, la conectividad y la configuración de las manchas en un paisaje influyen sobre las interacciones entre ellas. Las manchas grandes, por ejemplo, suelen contener mayor heterogeneidad de recursos, pero menor proporción de hábitat marginales (Turner *et al.*, 2001). La forma y la conectividad de las manchas afecta a su tamaño relativo y sobre la heterogeneidad de forma distinta a como lo hacen los organismos individuales (Chapin *et al.*, 2002). La distribución de las manchas en un paisaje es importante porque determina la naturaleza de las transferencias de materiales y el efecto de las perturbaciones sobre manchas adyacentes (Forman, 1995). Los bordes de las manchas muestran propiedades diferentes de las observables en el centro de ellas, de modo que las diferencias entre manchas en los cocientes borde:área -debidas al tamaño y a la forma de la mancha- afectan a las tasas promedio de los procesos ecológicos en cada mancha.

Resumiendo, una biología adecuada al estado actual de conocimientos botánicos y ecológicos debe considerar, al menos, varios niveles de organización de la especie: el individual, el poblacional y el del ecosistema.

Cada uno de esos niveles se puede y se debe estudiar a distintas escalas de observación espacio-temporal con objeto de poner de manifiesto su variabilidad y las respuestas que produce a los cambios exteriores. Esta clase de enfoques ha sido uno de los temas ecológicos más desarrollados durante el último cuarto de siglo, tanto en ambientes terrestres (Levin, 1976) como en los acuáticos (Allen, 1977), pero durante la década pasada experimenta el impulso que ahora reconocemos en botánica acuática tras las sugerencias de Farmer & Adams (1989) y Duarte & Kalff (1990).

En realidad, el presente intento de síntesis es análogo, pero más ambicioso, al que está siguiendo la serie publicada en el *Journal of Ecology* inglés, titulada desde muy antiguo Biological Flora of the British Isles. En ella, no sólo se describe pormenorizadamente cada especie, sino que se aporta un gran número de datos, a menudo de carácter cuantitativo, sobre su morfología, crecimiento, reproducción y autoecología. Y eso es lo que me propongo hacer en mi Tesis Doctoral, estudiando las plantas de las tres especies principales de helófitos de un humedal español muy característico, Las Tablas de Daimiel, a nivel individual, de mancha y de todo el humedal (Fig. 1). Las escalas de observación temporal serán el mes, la estación del año, el año y los cambios a largo plazo durante los últimos 56 años. Las escalas de observación espacial serán las manchas de pequeño tamaño (< 0,1 Ha), que se muestrearán directamente y las manchas superiores a 0,25 Ha, que se estudiarán a partir de fotografías aéreas.

Las especies objeto de estudio son las principales que definen el paisaje de Las Tablas: el carrizo (*Phragmites australis*), la masiega (*Cladium mariscus*) y la enea (*Typha domingensis*). Sin entender la biología de estas especies en Las Tablas, no se puede llegar a entender el funcionamiento del humedal, y ése es el motivo principal que me ha impulsado a enfrentarme a este tema de Tesis Doctoral.

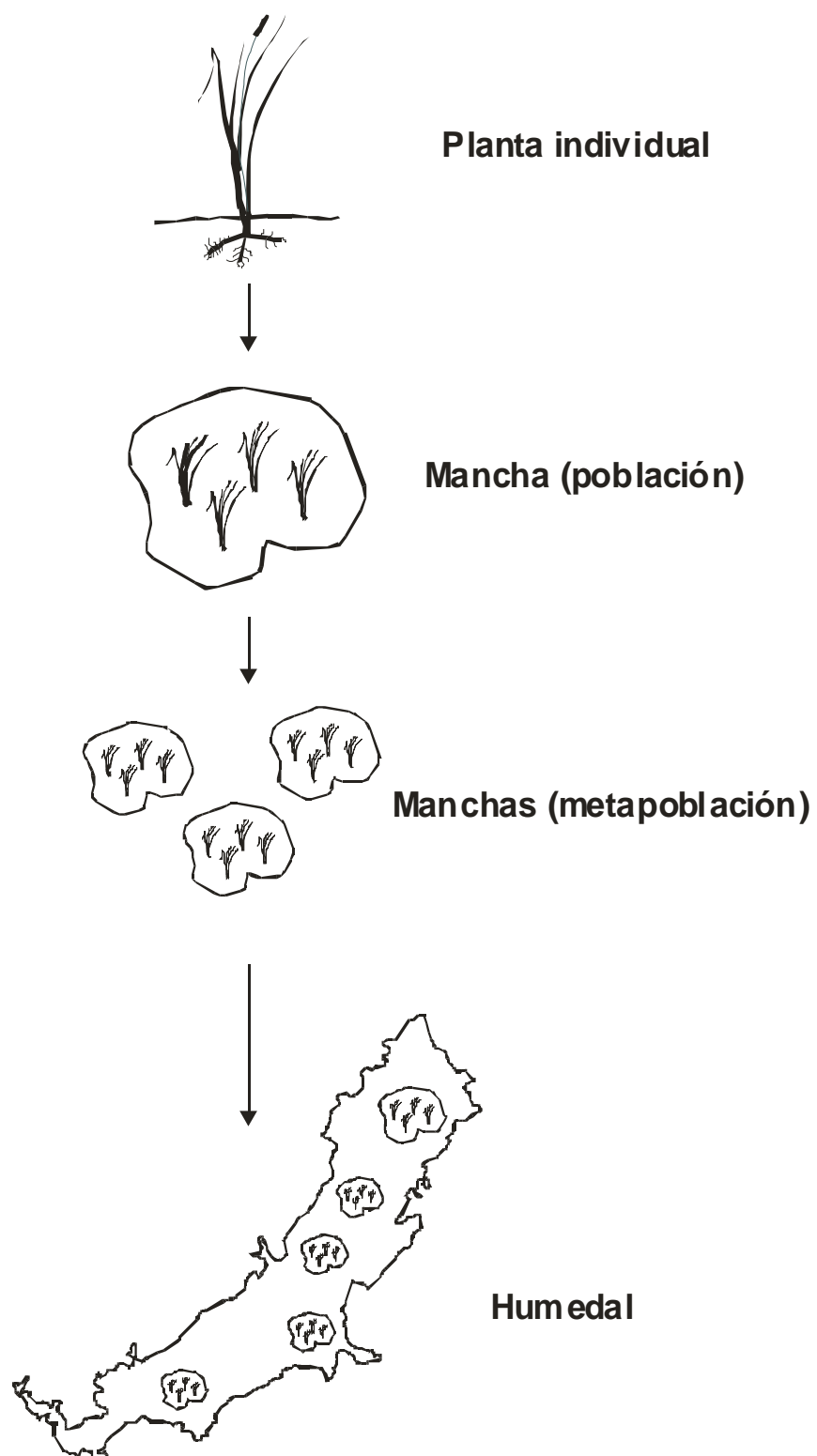


Figura 1. Niveles de observación biológica de los helófitos en Las Tablas de Daimiel.

I.2 DESCRIPCIÓN BOTÁNICA DE LAS ESPECIES

Las descripciones botánicas de carácter taxonómico, como las que vienen a continuación, tienden a fijarse en la parte aérea de la planta. Sin embargo, para la biología de los individuos y el crecimiento de las poblaciones de estas especies, tan importante es la parte aérea como la subterránea, pues de ésta última dependen en muchas ocasiones la reproducción y la dispersión más exitosas de la especie. Por eso, he creído conveniente incluir también una caracterización de las partes subterráneas de las especies y, brevemente, describir su dinámica anual.

Phragmites australis (Cav.) Trin. Ex Steudel, Nomencl. Bot., ed 2, 2: 324 (1841)

Arundo australis Cav.

Familia *Gramineae* (Gramíneas)

Planta perenne, con rizomas largos, leñosos, cubiertos por escamas coriáceas. Tallos de hasta 4 m de altura, y de hasta 2 cm de diámetro, generalmente simples; ocasionalmente con tallos decumbentes que enraízan en los nudos y producen nuevos vástagos aéreos. Hojas de hasta 50 x 3,5 cm, con limbo plano, canaliculado, glabras, con el margen ligeramente dirigido hacia arriba y escábrido, más o menos glaucas. Inflorescencia en panícula de 10-30 cm, laxa, de ovoidea a oblongoidea, con ramas erectas, pardo-violácea. Pedúnculos de las espiguillas dirigidos hacia arriba y escábridos. Espiguillas de 9-13 mm. Glumas glabras, la inferior de 3,5-5 mm, ovado lanceolada; la superior de 4-8 mm, lanceolada, con 1-3 nervios. Lema de la flor inferior de cada espiguilla de 7-11 mm, dos veces más larga que la gluma superior. Pálea de la flor inferior de cada espiguilla de 2,5-3 mm. Florece de agosto a febrero (en La Mancha generalmente, de agosto a septiembre). $2n = 36, 44, 46, 48, 49, 50, 51, 52, 54, 96$. Nombre común: carrizo (Fig. 2).

Planta de distribución cosmopolita, que coloniza cursos de agua, lagunas y lugares húmedos, en aguas desde dulces hasta salobres, pero siempre con cierto contenido en calcio.

En la Península Ibérica se distinguen dos subespecies, la típica a la que corresponde la descripción anterior y la subsp. *chrysanthus* (Mabille) Kerguelén de mayor tamaño (hasta 6 m), a veces con el tallo dividido, panícula anchamente ovoidea, pardo-amarillenta, cuya distribución parece estar restringida a los ambientes litorales en los que la temperatura media es mayor y el riesgo de heladas está restringido a un par de días.

Bajo tierra, la planta del carrizo está compuesta por raíces, brotes y unos tallos subterráneos, horizontales y verticales, llamados "rizomas", de los que luego emergerán los tallos aéreos. De los rizomas, penden las raíces. Un brote situado cerca de la base de un rizoma vertical del año precedente se desarrolla al final del verano dando lugar a un rizoma horizontal que crece en la misma dirección de su predecesor. Tras elongarse un metro o más, el brote del rizoma se dobla hacia arriba y queda quiescente cerca de la superficie hasta la primavera siguiente cuando da lugar a un tallo aéreo que puede florecer. Si este tallo crece sin problemas, entonces es poco probable que haya un segundo tallo. Luego el ciclo se repite (Fig. 3). Algunos brotes crecen al final del verano desde los 20 cms superiores del rizoma vertical del primer año, formando una segunda generación de tallos más cortos y más delgados, pero que tienen menos probabilidades de florecer. También puede formarse un segundo rizoma horizontal, aunque se desarrolla en una dirección distinta. En el tercer año, el sistema vertical de rizomas puede sustentar tallos menores, pero más numerosos (Haslam, 1969). Los rizomas viven hasta 6 años.

Los rizomas horizontales y verticales y los tallos aéreos pueden proceder de cualquier brote lateral. Los brotes laterales de los rizomas horizontales darán lugar a rizomas horizontales o verticales, mientras los de los rizomas verticales pueden formar rizomas horizontales, verticales o -incluso- tallos aéreos. Los rizomas horizontales generan normalmente rizomas verticales. Los rizomas horizontales son los más anchos, procedan de la estructura que procedan. Los

rizomas verticales ramificados y los tallos aéreos son generalmente más estrechos que aquéllos de los que proceden. La proporción relativa de cada tipo de rizoma varía, dependiendo de las características del hábitat (Hürlimann, 1951). Los acúmulos de rizomas vivos pueden alcanzar el metro de profundidad (Björk, 1967), dependiendo de la inundación y del tipo de suelo, y pueden llegar a ser extraordinariamente densos (Fig. 4; Rodewald-Rudescu, 1974). El crecimiento anual de los rizomas alcanza los 4 metros en condiciones favorables (Haslam, 1972).

Las raíces sobre los rizomas horizontales son escasas. Muchos nodos no llevan ninguna o dos, de 2-4 mm de ancho, sobresaliendo de la parte inferior del rizoma y creciendo hacia abajo hasta 10-30 cm. Puede emerger un segundo par radicular hacia arriba, que es más corto, delgado y se sitúa en posición oblicua. Las raíces también pueden darse en los rizomas verticales y en los tallos.

Otra estructura muy característica del carrizo, esta vez aérea, son los tallos rastreros o estolones (Fig. 5), los cuales llegan a superar los diez metros de longitud y de los cuales salen hojas más pequeñas que las de los tallos aéreos. Viven durante 1-3 estaciones del año.

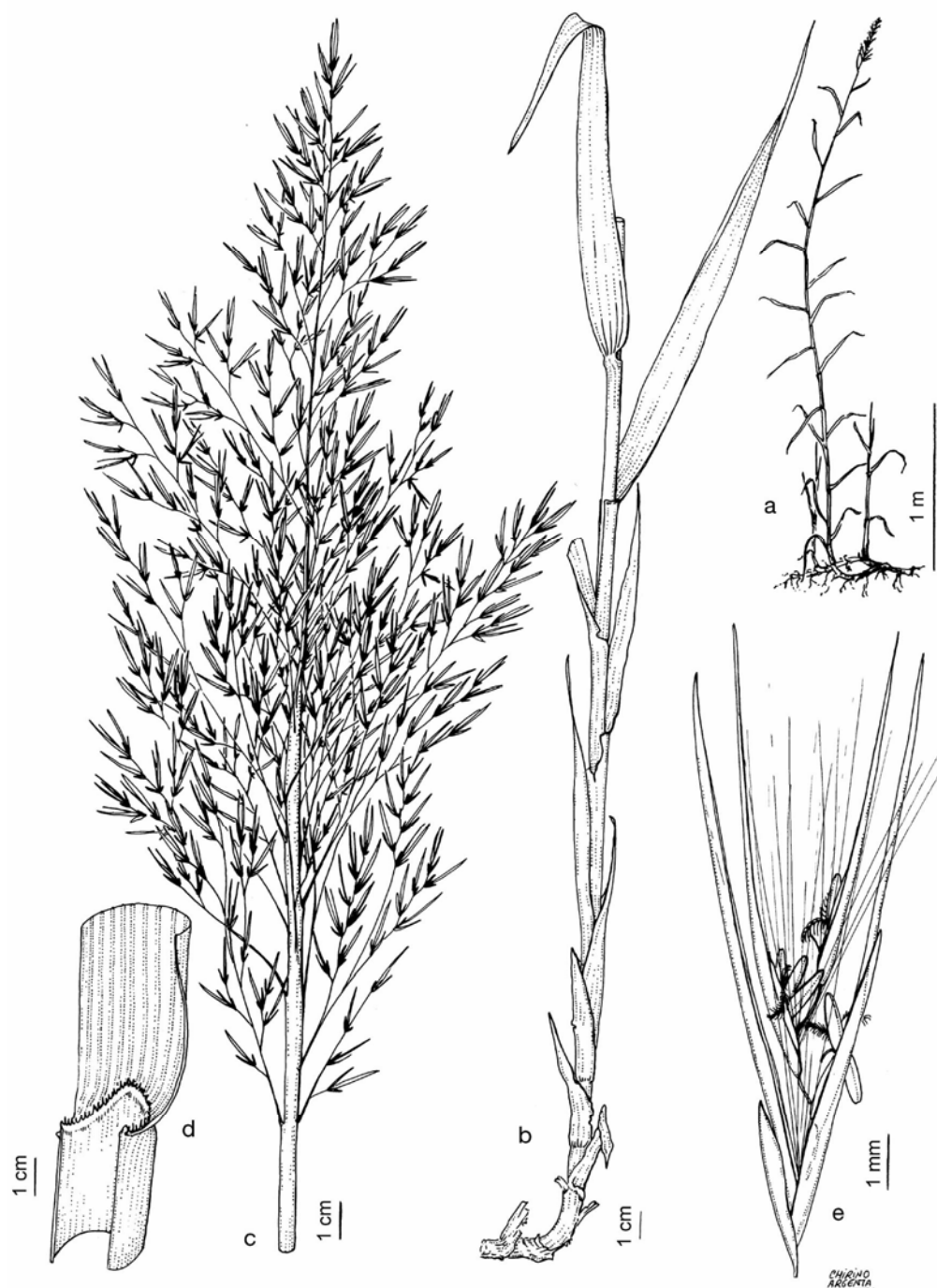


Figura 2. *Phragmites australis*. a) aspecto, b) tallo con hojas, c) inflorescencia, d) vaina de la hoja y l gula, e) espiguilla.

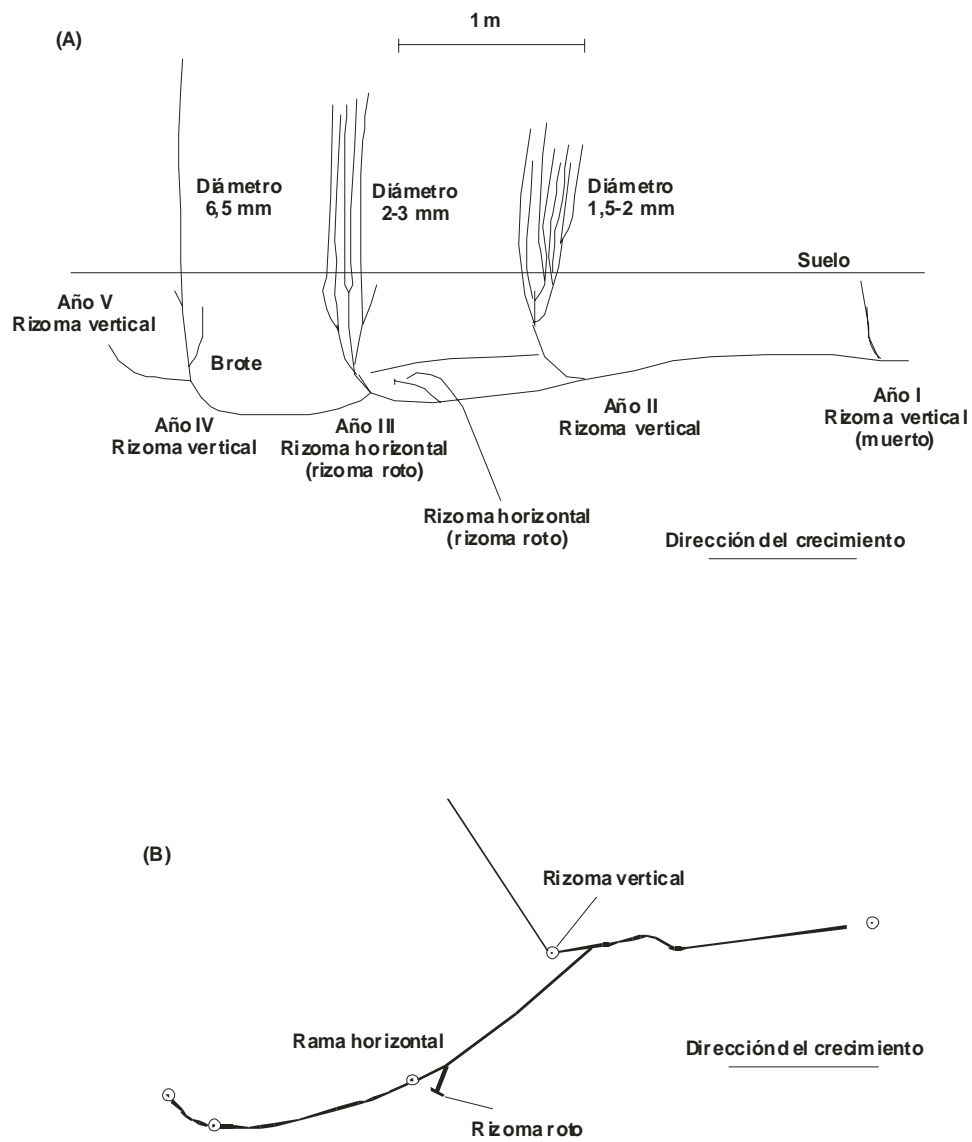


Figura 3. Esquema del crecimiento anual de la planta del carrizo, según Haslam (1972).



Figura 4. Esquema de las estructuras subterráneas del carrizo. Obsérvense los rizomas en la parte inferior del corte de suelo, de los cuales emergen los brotes y los tallos aéreos, los cuales acaban sobresaliendo del suelo. Fuente: Rodewald-Rudescu (1974).

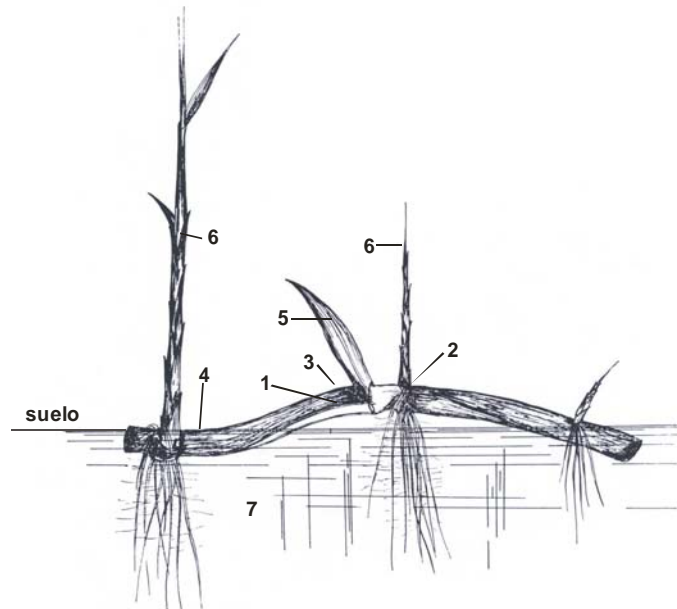


Figura 5. Esquema de un estolón de carrizo, tomado de Rodewald-Rudescu (1974). 1: internudo, 2: nudo, 3: bráctea, 4: protector de la bráctea, 5: primordio foliar, 6: tallo aéreo secundario, 7: raíces adventicias.

Cladium mariscus (L.) Pohl., Tent. Fl. Bohem. 1: 32 (1809)

Mariscus serratus Gilib.

Schoenus mariscus L.

Familia *Cyperaceae* (Ciperáceas)

Planta perenne, con rizoma horizontal cundidor. Tallos cilíndricos de 1-2,5 m de altura y de hasta 2 cm de diámetro, erectos, ligeramente engrosados en los nudos, glabros. Hojas en macollas y a lo largo del tallo, de 1-1,5 cm de anchura, planas, con margen y nervio medio serrulados, cortantes, glaucas. Inflorescencia con 4-10 grupos de espiguillas sobre pedúnculos desiguales que nacen en la axila de una bráctea foliácea; inflorescencias laterales frecuentemente sobrepasadas por la bráctea. Espiguillas de 4-5 mm, ovoideo-lanceoladas. Glumas dispuestas helicoidalmente, desiguales; las inferiores cortas y estériles; las superiores más grandes y fértiles, glabras. Estilo con 3-4 brazos estilares. Aquenios de 3,5-4 mm. Ovoideos, gradualmente estrechados hasta la base del estilo, lisos, brillantes, pardo rojizos. Florece de abril a junio. $2n = 36$. Nombre común: masiega (Fig. 6).

Planta de distribución subcosmopolita, presente en Europa llegando por el norte hasta Finlandia y, por el Sur, a la Región Mediterránea, alcanzando Asia Menor e Irán. Especies similares se encuentran en Sudáfrica (al parecer, la misma), en América del Norte y del Sur (*Cladium jamaicense*), Este de Asia, Hawaii y Australia. Vive en suelos encharcados o inundados permanentemente, desde turbosos hasta arenosos, generalmente en bordes de lagunas o colonizando depresiones inundadas, en aguas oligótroficas y ricas en bicarbonatos. En la Península Ibérica suele estar asociada a lagunas cársticas y surgencias carbonatadas.

Subterráneamente, la masiega genera un brote en la base de la planta materna, el cual crece horizontalmente hasta unos 20 cm. Entonces, su ápice se dobla hacia arriba y comienzan a alargarse las hojas embrionarias. Las más exteriores son cortas y marrones, pero las interiores son más largas y se

vuelven verdes cuando sobresalen de la superficie del suelo. Entretanto, las raíces y el rizoma salen de debajo del lugar de crecimiento (Fig. 7). A partir de esa región surgen los nuevos brotes. Las hojas se están produciendo constantemente (Conway, 1936).

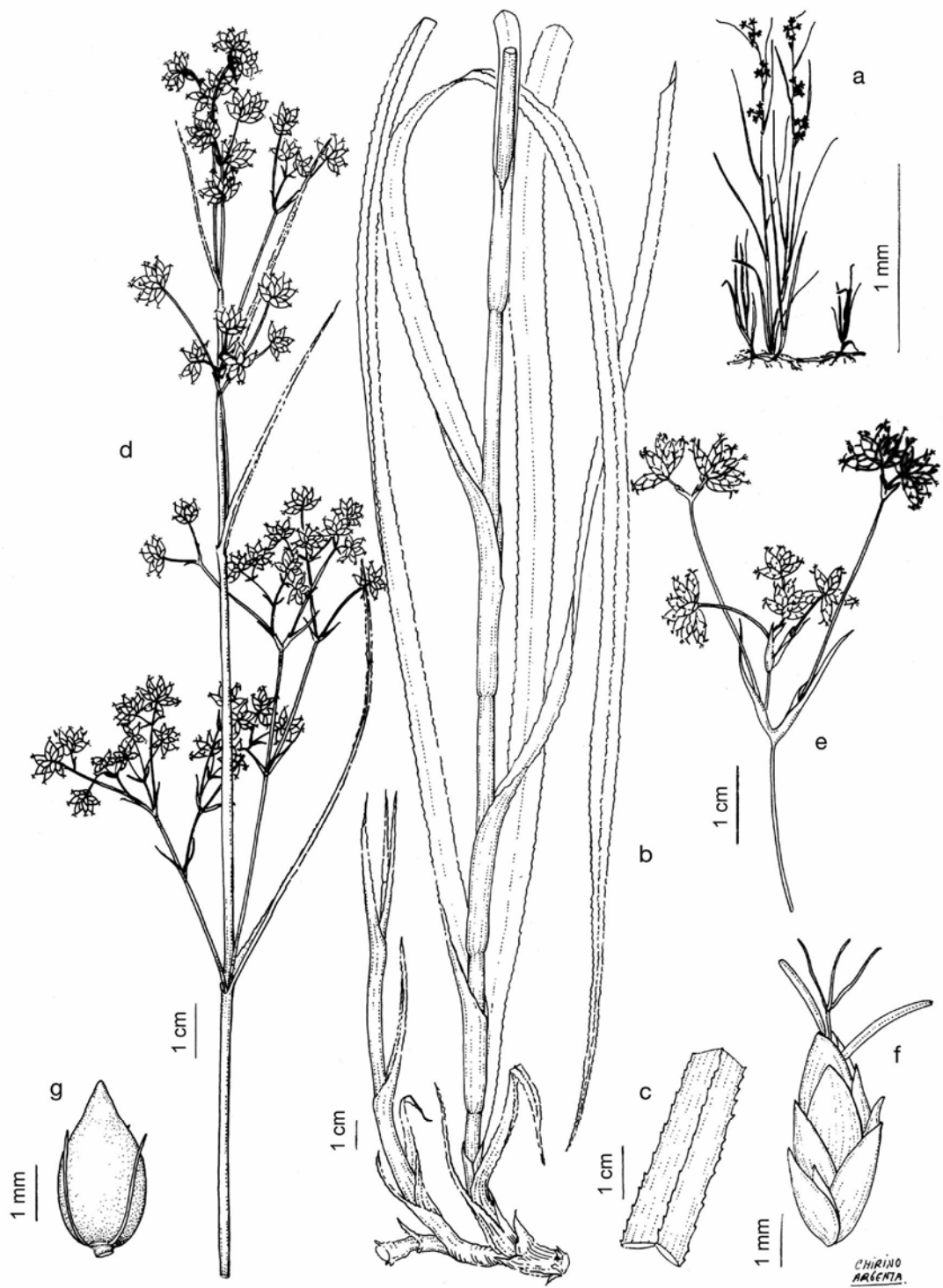


Figura 6. *Cladium mariscus*. a) aspecto, b) hojas y tallo, c) fragmento de la hoja, d) inflorescencia, e) detalle de la inflorescencia, f) espiguilla, g) fruto.

Los rizomas pueden generarse horizontalmente a partir del segundo año, pero no originan raíces. La distancia entre la planta materna y una nueva planta producida a partir del rizoma subterráneo materno es de 25 cm, como máximo (Conway, 1942). Cada individuo puede llegar a vivir 7 años y tarda unos 3 ó 4 en florecer. En Inglaterra, un clon puede avanzar vegetativamente a razón de un metro cada 12 años (Conway, 1942). El crecimiento interanual debe ser similar al del carrizo, como se deduce de los trabajos de Conway (1936, 1937, 1938, 1942), pero no se ha estudiado.

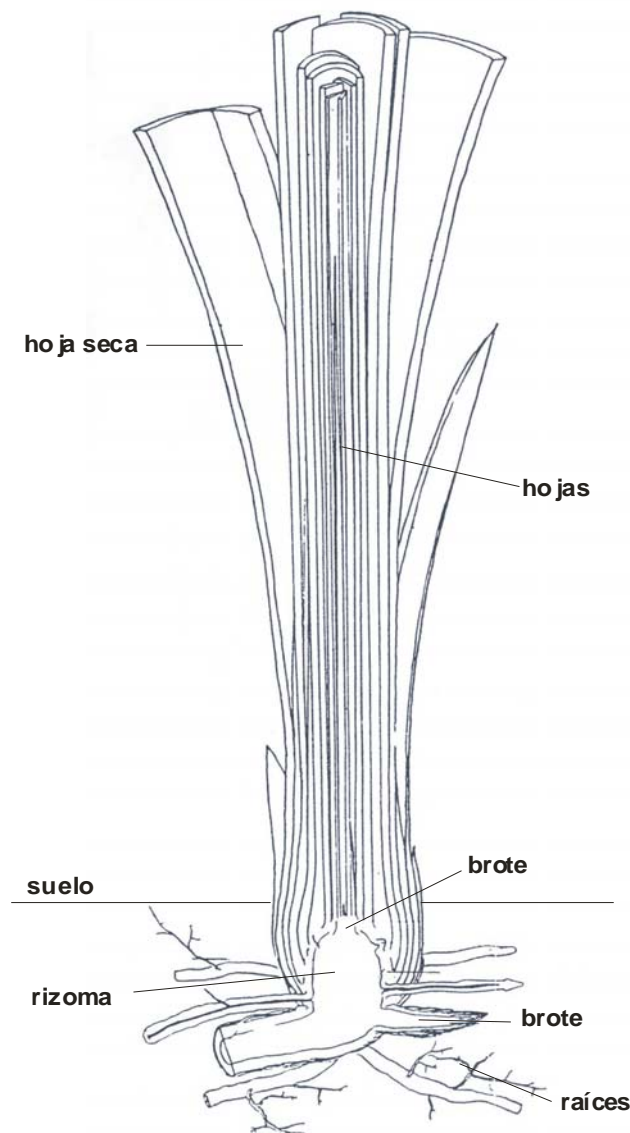


Figura 7. Esquema de una planta de masiega de un año, tomado de Conway (1936).

Typha domingensis (Pers.) Steudel, Nomencl. Bot. 860 (1824)

Typha latifolia subsp. *domingensis* Pers.

Typha angustata Bory & Chaub. in Bory

Familia *Typhaceae* (Tifáceas)

Hierbas perennes, rizomatosas de hasta 2 m de altura. Hojas casi todas basales, lineares, envainadoras. Vaina abrazando largamente al tallo, atenuándose hacia el limbo o ligeramente auriculadas, parte interior de la vaina en la zona de contacto con el tallo cubierta de numerosas glándulas de color marrón. Limbo de 7-12 mm de anchura, por lo general semicilíndrico. Inflorescencia en espádice cilíndrico, con las flores masculinas en la parte superior y las femeninas en la inferior, separadas de 0,5-3 cm por el eje desnudo. Inflorescencia femenina de 12-25 x 1,2-2 cm; la masculina de 16-20 cm. Flores femeninas con bractéolas filiformes espatuladas, apiculadas y casi transparentes, con algunas células de color anaranjado. Estigma de 1,5-3 mm, más o menos linear, sobrepasando ligeramente la altura de los pelos y bractéolas. Flores masculinas con bractéolas laciniadas; estambres de 2-3 mm. Fruto en aquenio, con pelos de 6-8 mm. Florece y fructifica de julio a noviembre. $2n = 30$. Nombre común: enea, espadaña (Fig. 8).

Planta distribuida por la Región Mediterránea, Asia, Macaronesia (Canarias y Cabo Verde), América y África. Coloniza todo tipo de zonas húmedas, desde bordes de lagunas, ríos y arroyos hasta acequias, canales y charcas, sobre suelos encharcados permanentemente o al menos húmedos durante la estación seca. Prefiere los enclaves con cierto contenido en calcio y abundante materia orgánica, estando bien adaptada a los ambientes eutrofizados o alterados.

Se ha confundido reiteradamente con *Typha angustifolia* L., la cual resulta bastante más escasa en la Península Ibérica. *Typha domingensis* es la especie más termófila e invasora de las tres que se encuentran representadas en la Península (*T. latifolia*, *T. angustifolia* y *T. domingensis*) y, al estar adaptada a la colonización de ambientes más o menos degradados, termina por desplazar a

las otras dos. Esto hecho también se ha producido en Las Tablas de Daimiel, donde en la actualidad es muy abundante y ha expulsado a *T. latifolia*, que finalmente se ha extinguido.

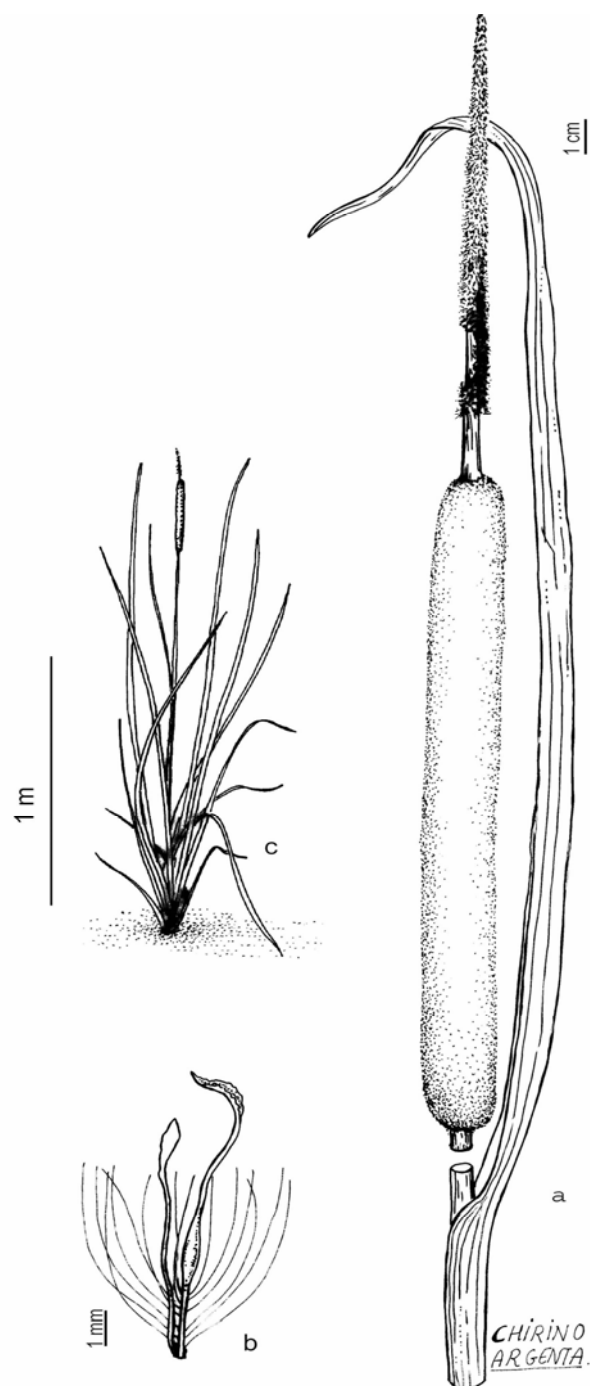


Figura 8. *Typha domingensis*. a) aspecto, b) flor femenina con escama y vilano, c) inflorescencia.

Aunque no he podido encontrar información sobre los órganos subterráneos de *Typha domingensis*, es verosímil que sean similares a los de otras especies del género. Si así fuere, su estructura es más parecida a la de los del carrizo que a los de la masiega porque de la base del tallo emergen unos rizomas laterales, que se elongan horizontalmente y de los cuales pueden salir raíces. En un momento dado, el ápice del rizoma se dobla hacia arriba y vuelve a generar un tallo aéreo (Fig. 9; Fiala, 1978).

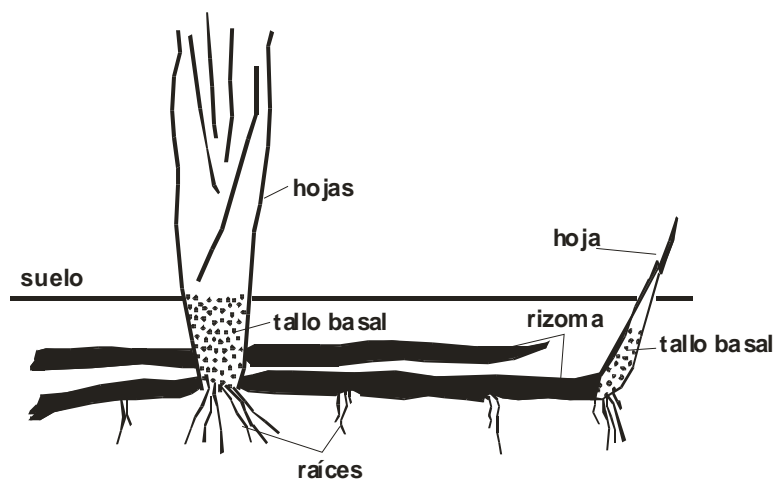


Figura 9. Esquema de los órganos subterráneos de una planta de enea, tomado de Fiala (1978).

I.3 ESTUDIOS PREVIOS SOBRE LA BIOLOGÍA DE LAS ESPECIES

El conocimiento biológico previo sobre las especies estudiadas en esta Tesis Doctoral es muy variable. En líneas generales, se puede aseverar que -aparte de los datos puramente florísticos- se sabe muchísimo sobre el carrizo y bastante menos sobre las especies de *Cladium* y *Typha* consideradas aquí. Sobre el carrizo hay incluso una monografía (Rodewald-Rudescu, 1974) y se han dedicado a su estudio al menos dos proyectos de la Unión Europea (Eureed I y II), mientras que sobre la masiega europea y *T. domingensis* el número de publicaciones es más escaso, especialmente para *C. mariscus*.

Phragmites communis es un helófito de amplia distribución mundial que en las últimas décadas ha experimentado una expansión considerable en Norte América, especialmente en los humedales de influencia marina de la costa atlántica (Cronk & Fennessy, 2001), y una reducción de sus poblaciones en Europa. En el primer caso, parece deberse a una raza externa que se ha adaptado muy bien a las condiciones locales del atlántico norteamericano, colonizando ambientes salobres (Rice *et al.*, 2000), mientras que en Europa el proceso contrario está generado principalmente por las actividades humanas de retención de aguas por el embalsado en lagos y humedales que antaño fluctuaban naturalmente, con lo cual se han aumentado los hidroniveles y los hidroperiodos de muchas zonas donde proliferaba el carrizo y éste ha ido desapareciendo de ellas (van der Putten, 1997). En España, sin embargo, se puede asegurar que esta planta está en expansión, pues los efectos del aumento de la contaminación de los humedales (Cirujano & Medina, 2002) y de la disminución del hidroperiodo y el hidronivel, producto de la esquilmación del agua por la agricultura intensiva (Alvarez Cobelas *et al.*, 2001) y por los efectos del cambio climático (Alvarez Cobelas *et al.*, 2004), han dado como resultado su dispersión generalizada a lugares donde hace 20 años era inexistente.

Los estudios disponibles sobre esta planta son muy variados (véase también la hoja "web" botanik.aau.dk/eureed/littbase.htm). Así, hay trabajos sobre distintos aspectos de su biología en zonas templadas frías como Gran Bretaña (Haslam, 1969, 1970, 1972) y la Europa nórdica (Björk, 1967), pero también hay otros para zonas mediterráneas, como la Camarga francesa (Ibáñez *et al.*, 1999; Mauchamp *et al.*, 2001) o la cuenca del río Ebro (Lissner *et al.* 1999a-b; Menéndez *et al.*, 2001; Romero *et al.*, 1999). La tabla 1 muestra las referencias principales existentes sobre las distintas facetas de la biología de esta planta.

Tabla 1. Estudios temáticos sobre *Phragmites australis* por orden cronológico. La lista no es exhaustiva.

Tema	Autores
Biología general	Hürlimann, 1951 Björk, 1967 Haslam, 1972 Rodewald-Rudescu, 1974 Dykyjová & Kvet, 1978 Clevering & Lissner, 1999
Relaciones hídricas	Kiendl, 1953 Sánchez-Carrillo <i>et al.</i> , 2004
Crecimiento clonal	Kühl <i>et al.</i> , 1999
Fenología	Haslam, 1969a-c, 1970c, 1971c Ho, 1980 Ishii & Kadono, 2002 Mauchamp <i>et al.</i> , 2001
Fisiología	Armstrong <i>et al.</i> , 1996 Cizkova <i>et al.</i> , 1996 Fürtig <i>et al.</i> , 1996 Kubin & Melzer, 1996 Cizková & Bauer, 1998 Kohl <i>et al.</i> , 1998 Rolletschek <i>et al.</i> , 1999 Lessmann <i>et al.</i> , 2001 Antonielli <i>et al.</i> , 2002
Hidroquímica y crecimiento	Wang <i>et al.</i> , 2002
Salinidad y crecimiento	Lissner & Schierup, 1997 Lissner <i>et al.</i> , 1999a-b
Inundación y crecimiento	Gorham & Pearsall, 1956 Borhidi, 1970 Haslam, 1970 Hejny, 1971 Lind Watt, 2001 Vretare <i>et al.</i> , 2001 Bodensteiner & Gabriel, 2003
Nutrientes y crecimiento	Ksenofontova, 1988 Granéli, 1989 Clevering, 1998 Romero <i>et al.</i> , 1999

	Cizkova <i>et al.</i> , 2001 Lippert <i>et al.</i> , 2001 Ostendorp <i>et al.</i> , 2001 Meuleman <i>et al.</i> , 2002
Modelos de crecimiento	Asaeda & Karunaratne, 2000 Asaeda <i>et al.</i> , 2002
Nutrientes y biomasa	Kufel, 1982 Ennabili <i>et al.</i> , 1998
Producción	Dykyjová, 1971a-b
Órganos subterráneos	Haslam, 1972 Fiala, 1973 Weisner & Strand, 1996
Dinámica de poblaciones	Haslam, 1970, 1971a-b Hara <i>et al.</i> , 1993
Genética de poblaciones	Pauca-Comanescu <i>et al.</i> , 1999 Rolletschek <i>et al.</i> , 1999
Descomposición	Wrubleski <i>et al.</i> , 1997 Denward <i>et al.</i> , 2001 Gessner, 2000, 2001 Menéndez <i>et al.</i> , 2001 Santruckova <i>et al.</i> , 2001
Comparación de hábitat, expansión y contracción de poblaciones	Weisner & Ekstam, 1993 Cizkova <i>et al.</i> , 1996 Rea, 1996 van der Putten, 1997 Chambers <i>et al.</i> , 1999 Amsberry <i>et al.</i> , 2000 Bart & Hartman, 2000 Meyerson <i>et al.</i> , 2000 Clevering <i>et al.</i> , 2001
Estudios a largo plazo, cambio climático	Shay <i>et al.</i> , 1999 Brix <i>et al.</i> , 2001
Conservación, Gestión de poblaciones	Rodewald-Rudescu, 1974 Cowie <i>et al.</i> , 1992 Mook & van der Toorn, 1982 van der Toorn & Mook, 1982

Cladium mariscus, por el contrario, es una planta cuyas poblaciones en España se hallan en regresión por razones opuestas a las de la expansión del carrizo (véase Cirujano & Medina, 2002). Existen algunos estudios antiguos sobre la biología de la especie en Gran Bretaña (Conway, 1936, 1937, 1938a-b, 1942), pero poco más hay. Además de éstos, sólo se han realizado trabajos sobre los efectos ambientales que actúan sobre la germinación de sus semillas y su crecimiento (Goessens & Devillez, 1973; Devillez & Iserentant, 1981). Sí hay muchos trabajos sobre la especie americana de masiega, *C. jamaicense*, debido a la preocupación que han causado en USA las agresiones que sufren sus poblaciones en el humedal de los Everglades (Davis & Ogden, 1994). De esta última especie, conocemos trabajos sobre autoecología (Steward & Ornes, 1975), producción (Porter, 1967; Daoust & Childers, 1999), crecimiento, contenido en nutrientes y descomposición (Steward & Ornes, 1983; Davis, 1991; Chiang *et al.*, 2000; Lorenzen *et al.*, 2001; Newman *et al.*, 2001), densidad en relación con los factores abióticos (Doren *et al.*, 1997; Urban *et al.*, 1993), biomasa en relación con los nutrientes (Miao & Sklar, 1998), estructura clonal (Brewer, 1996), genética de poblaciones (Ivey & Richards, 2001a-b) y dispersión (Miao *et al.*, 1998).

Finalmente, la biología de *Typha domingensis* es menos conocida que la de otras especies del género. Que sepamos, los trabajos existentes sobre ella han sido realizados en su mayoría en los Everglades de Florida. Entre ellos, se cuentan estudios sobre el contenido en nutrientes, el crecimiento y descomposición (McNaughton, 1966; Davis, 1991; Doren *et al.*, 1997; Miao *et al.*, 2000; Lorenzen *et al.*, 2001), la relación entre hidrología y densidad (Grace, 1989; Urban *et al.*, 1993; Newman *et al.*, 1998), la biomasa y su relación con el aporte de nutrientes (McNaughton, 1966; Miao & Sklar, 1998; Daoust & Childers, 1999), la competencia interespecífica (Grace, 1985, 1988), morfología radicular (White & Ganf, 2001) y la relación entre eutrofización y crecimiento de la especie en un lago hipertrófico de Israel (Gophen, 2000). No obstante, los trabajos sobre poblaciones de *T. latifolia* y *T. angustifolia* son más numerosos y pueden usarse, con precauciones, a efectos de comparación con los resultados de *T. domingensis*.

I.4 PLANTEAMIENTO Y OBJETIVOS GENERALES DE LA TESIS DOCTORAL

Este estudio es un trabajo cuantitativo sobre la biología de las tres especies principales de helófitos en Las Tablas de Daimiel. En mi opinión, en España no se ha realizado nunca un estudio de estas características. Tan sólo existe una Tesis Doctoral que aborda parcialmente un tema próximo, pero sin trabajar a distintos niveles de organización y sin cuantificar la anatomía individual (Lind Watt, 2001), centrándose principalmente en el efecto de la inundación sobre la vegetación de los Aiguamolls del Ampurdán, y algunos trabajos sobre la distribución general de la vegetación en diversos tipos de zonas húmedas (Fernández-Aláez *et al.*, 1984; 1987; Cirujano *et al.*, 2000; Cirujano & Santiago, 2000; Alvarez Cobelas & Cirujano, 1996) .

En esta Tesis he trabajado en tres niveles de organización: **el individuo, la mancha y el humedal**. Se han realizado las observaciones a distintas escalas espacio-temporales: la dimensión inferior a 30 metros, la dimensión superior a 50 metros, y las periodicidades mensual, estacional e interanual. Además de describir los cambios en el ambiente abiótico del humedal, durante dos ciclos anuales, hemos estudiado de **los individuos** de las tres especies lo siguiente:

- 1º) Su fenología
- 2º) Su crecimiento en invernadero y campo
- 3º) Su alometría
- 4º) El almacenamiento que hacían de carbono, nitrógeno y fósforo en las distintas partes de la planta, tanto en invierno como en verano
- 5º) Su descomposición.

A escala de **manchas monoespecíficas** y para las tres especies, hemos estudiado:

- 1º) La densidad
- 2º) La biomasa y su control
- 3º) La producción

- 4º) La dinámica de crecimiento de las manchas a corto plazo
- 5º) Los cambios en las manchas monoespecíficas a largo plazo, recibiendo distinto tratamiento las manchas muy grandes de las medianas y pequeñas.

A escala del **humedal**, se ha considerado:

- 1º) La evolución temporal de las principales variables abióticas a largo plazo
- 2º) La evolución temporal de la vegetación a largo plazo
- 3º) Las pautas espaciales de carrizo y masiega a largo plazo
- 4º) Los indicadores cuantitativos del paisaje a largo plazo
- 5º) Las variables de control de la cobertura a largo plazo.

Finalmente, se ha realizado un pequeño estudio adicional que me permitiera esbozar una autoecología cuantitativa de las tres especies.

CAPÍTULO II. DESCRIPCIÓN AMBIENTAL DEL PARQUE NACIONAL LAS TABLAS DE DAIMIEL

Las Tablas de Daimiel son en origen un humedal mixto, resultado de las descargas freáticas del acuífero y de la llanura de inundación de los ríos Guadiana y Gigüela y de la acción humana (Alvarez Cobelas & Cirujano, 1996). Es un humedal que entra dentro de la tipología de “inland freshwater marshes and swamps” (Mitsch *et al.*, 1994). Además, la actividad humana en los últimos 4000 años ha modificado el paraje, con la construcción de molinos, que retardaba la circulación del agua, y la quema controlada de vegetación, que abría y cerraba vías de comunicación en el humedal y aceleraba la mineralización de la materia orgánica.

II.1. GEOGRAFÍA, GEOLOGÍA Y CLIMA

Este humedal se sitúa en la llanura manchega, en el Centro de la Península Ibérica, provincia de Ciudad Real. Sus coordenadas geográficas son 39° 08'N y 3° 43'W. Su cuenca hidrográfica superficial total discurre por cuatro provincias (Cuenca, Toledo, Ciudad Real y Albacete) y abarca unos 15000 km², mientras que su cuenca subterránea, el acuífero de la Llanura Manchega, ocupa alrededor de 5000 km². Tiene una longitud máxima de 10,58 km, una anchura máxima de 2,75 km y una profundidad máxima de 4,48 m, con una profundidad media de 0,93 m. La superficie máxima inundable asciende a 1675 Ha. El volumen de agua que puede albergar se halla alrededor de 15 Hm³. Los dos ríos que antaño entraban en el humedal crearon dos ambientes distintos, el denominado Las Tablas, generado por el río Gigüela, de suelos más salinos, y el denominado Las Cañas, producido por el río Guadiana, de sedimentos menos salinos, pero más turbosos que el otro. La cubeta muestra un gradiente NE-SW de profundidades, siendo menos profundo en su extremo NE, correspondiente a la entrada del río Gigüela (Fig. 10).

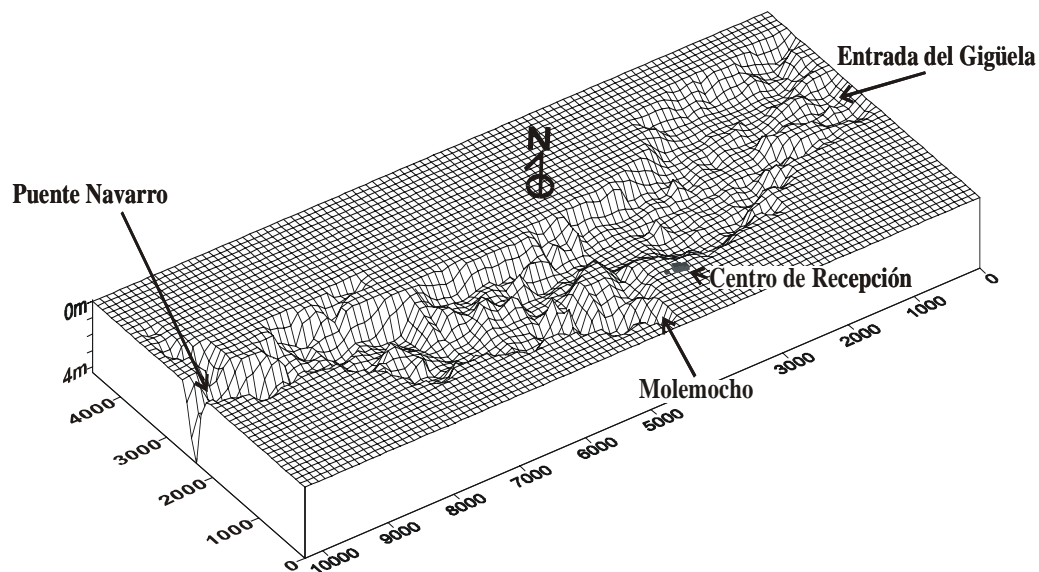


Figura 10. Mapa batimétrico de Las Tablas (Sánchez Carrillo, 2000). La entrada del río Gadiana está situada en Molemocho, pero desde 1986 no funciona como tal.

Las Tablas datan, al menos, de hace 2 millones de años (Dorado *et al.*, 2001). Están enclavadas en terrenos cuaternarios, dentro del paisaje terciario de la cuenca. "Grosso modo", su geomorfología presenta elementos de origen lacustre y eólico, éstos últimos en su porción NE. En los alrededores del Parque Nacional, el terciario continental está formado por calizas y margas del Plioceno, también de origen lacustre. Los materiales más recientes muestran costras calcáreas de hasta un metro de espesor y la karstificación reciente ha producido dolinas y uvalas en muchas zonas del paraje (Pérez González, 1996).

Las Tablas son hoy un humedal relictivo de otro antaño más extenso que ocupaba entre 100 y 200 km² en el Alto Gadiana (Alvarez Cobelas & Cirujano, 1996) y que fue canalizado y desecado durante las décadas de 1950 y 1960 hasta los límites que conocemos en la actualidad.

Climáticamente, se enclavan en un territorio de clima mediterráneo continental, con una precipitación anual media de 407 mm y una temperatura anual promedio de 13,70 °C. Su temperatura máxima anual tiene lugar en julio (38,6 °C de promedio de las temperaturas máximas en el julio más caluroso), mientras que la mínima ocurre en enero (-4,3 °C, promedio de las temperaturas mínimas en el enero más frío). La evapotranspiración potencial asciende a unos 778 mm (Alvarez Cobelas & Verdugo, 1996).

II.2. HIDROLOGÍA

Antiguamente, el humedal se recargaba por los aportes del Gigüela (superficial) y del Guadiana (subterráneo). Desde 1986, los aportes son únicamente superficiales, pues el acuífero está sobreexplotado y no mana. El humedal ha pasado, pues, de ser un ambiente de descarga a serlo de recarga, aunque limitada. Desde 1989, en años de bonanza hídrica en el Alto Tajo, el humedal recibe un trasvase primaveral para su sustentabilidad ambiental. La hidrología del mismo ha sido estudiada exhaustivamente por Sánchez Carrillo (2000) en su tesis doctoral. A grandes rasgos, muestra un amplísimo rango de variación de los recursos hídricos, dependiente de las condiciones climáticas locales, que oscila entre 10 y 160 Hm³ año⁻¹. Las entradas de agua, pues, se deben a los caudales superficiales (de origen artificial o no) y a la lluvia directa. Las salidas de agua vienen representadas fundamentalmente por la evapotranspiración, pero la actividad vegetal es más importante que la simple evaporación, pues alcanza un 60-80% del total de las pérdidas hídricas. Por especies de macrófitos emergentes, es la masiega la que más transpira por planta (masiega: 2708 mm año⁻¹, carrizo: 1369 mm año⁻¹, enea: 983 mm año⁻¹), pero -globalmente consideradas- durante los últimos años las pérdidas son mayores por efecto del carrizo, pues ocupa más extensión en el humedal. La infiltración en el terreno es importante, aunque poco de ella sirve para recargar el acuífero, pues las plantas la usan inmediatamente en la transpiración.

II.3. QUÍMICA DEL AGUA Y DEL SEDIMENTO

El agua es sulfatada cálcico-magnésica. Desde el punto de vista de la eutrofización, es hipertrófica, con concentraciones de nitrógeno y fósforo totales de 3,0-4,4 mg N/L y 0,27-0,42 mg P/L, respectivamente. Antaño, esto no debió ser así, pero se ha incrementado en las décadas recientes por el aumento de la contaminación en la cuenca hidrográfica y por el aumento de la carga interna dentro del humedal, retroalimentado por esa entrada masiva de nutrientes desde la cuenca (Sánchez Carrillo & Alvarez Cobelas, 2001). Aunque probablemente el humedal ya era eutrófico durante la primera mitad del siglo XX, este hecho se veía contrarrestado por la salida de aguas Guadiana abajo. Dicho balance se ha visto interrumpido en las últimas décadas por la construcción de una presa (la de Puente Navarro), que retiene el agua y los materiales generados en el humedal, aumentando la eutrofia del mismo. El humedal no padece otras clases de contaminación de importancia, a excepción de una puntual por cianuros (Alvarez Cobelas, datos inéditos).

La calcita es el mineral fundamental presente en los sedimentos (Sánchez Carrillo *et al.*, 2000). La fracción limosa predomina en las zonas profundas y de canales, mientras que la arenosa es más importante en las áreas someras del humedal. Como corresponde a un sedimento muy hidratado, su densidad es baja: 800-1300 kg/m³. Las concentraciones porcentuales (respecto al peso seco de sedimento) de carbono, nitrógeno y fósforo ascienden a 8-18, 0,2-0,9 y 0,02-0,08, respectivamente, es decir, con unas relaciones en peso de alrededor de 400:40:1 (véase el Apartado IV.1). La concentración de otros elementos asimilables se muestra en la tabla 2.

Tabla 2. Elementos asimilables del sedimento de Las Tablas a la entrada y a la salida del humedal. Todos los datos, en g/kg de peso seco. Fuente: Alvarez Cobelas (datos inéditos).

	Sodio	Potasio	Calcio	Magnesio	Aluminio
Patagallina	0,06	0,14	29,2	0,275	0,002
Puente Navarro	0,60	0,29	10,6	2,500	0,002

II.4. LOS MACRÓFITOS ACUÁTICOS

Los que le dan la fisonomía primordial al humedal son los que serán estudiados en esta Tesis Doctoral, es decir, el carrizo, la masiega y la enea. Hasta 2002, las dos primeras plantas ocupaban en conjunto unas dos terceras partes de Las Tablas. Hay otros macrófitos acuáticos y helófitos, pero la mayoría no son determinantes en el funcionamiento del ecosistema, a excepción de los carófitos, que -en condiciones de buena calidad de las aguas- recubren amplias extensiones y son un buen alimento para el pato colorado y el cangrejo americano. Los cambios en la vegetación acuática han sido estudiados en los trabajos de Cirujano *et al.* (1997) y Alvarez Cobelas *et al.* (2001), de los cuales se muestran aquí dos tablas donde se reflejan los cambios recientes en la riqueza específica. Dichos cambios no son muy importantes en los helófitos (tabla 3), pero sí en los hidrófitos (tabla 4) y son el resultado de la disminución en la disponibilidad del agua para el humedal y del empeoramiento de su calidad. No obstante ocasionalmente aparecen plantas que no eran conocidas en este humedal, como *Scirpus litoralis* en el año 2002, que ponen de manifiesto la relación que se establece entre distintos humedales por medio de las aves palustres (Cirujano & López Alberca, 1984).

Tabla 3. Cambios en la riqueza específica de los helófitos y de otras plantas marginales de Las Tablas de Daimiel. Datos procedentes de Alvarez Cobelas *et al.* (2001).

	1956	1997
<i>Aeluropus littoralis</i>	-	+
<i>Carex divisa</i>	+	+
<i>Carex hispida</i>	+	+
<i>Carex riparia</i>	+	+
<i>Cladium mariscus</i>	+	+
<i>Iris pseudacorus</i>	+	+
<i>Juncus acutus</i>	+	+
<i>Juncus gerardi</i>	+	+
<i>Juncus maritimus</i>	+	+
<i>Juncus subulatus</i>	-	+
<i>Lythrum salicaria</i>	+	+
<i>Phragmites australis</i>	+	+
<i>Puccinellia fasciculata</i>	-	+
<i>Schoenus nigricans</i>	+	+
<i>Scirpus lacustris</i>	+	+
<i>Tamarix canariensis</i>	+	+
<i>Tamarix gallica</i>	+	+
<i>Typha domingensis</i>	+	+
<i>Typha latifolia</i>	+	-
<i>Verónica anagallis-aquatica</i>	+	+
Total	17	18

Tabla 4. Cambios en la riqueza específica de los hidrófitos de Las Tablas de Daimiel. Datos procedentes de Cirujano *et al.* (1997).

	1956	1997
<i>Ceratophyllum demersum</i>	+	-
<i>Ceratophyllum submersum</i>	+	+
<i>Chara aspera</i>	+	+
<i>Chara canescens</i>	+	+
<i>Chara connivens</i>	-	+
<i>Chara hispida</i>	+	+
<i>Chara vulgaris</i>	+	+
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	+	-
<i>Lemna gibba</i>	-	+
<i>Lemna minor</i>	-	+
<i>Lemna trisulca</i>	+	-
<i>Myriophyllum spicatum</i>	+	-
<i>Nitella tenuissima</i>	+	-
<i>Nuphar luteum</i>	+	-
<i>Nymphaea alba</i>	+	-
<i>Potamogeton fluitans</i>	+	-
<i>Potamogeton lucens</i>	+	-
<i>Potamogeton pectinatus</i>	+	-
<i>Ranunculus peltatus</i>	+	+
<i>Ranunculus trichophyllus</i>	+	+
<i>Ruppia maritima</i>	-	+
<i>Tolypella glomerata</i>	+	+
<i>Tolypella hispanica</i>	-	+
<i>Utricularia australis</i>	+	-
<i>Zanichellia pedunculata</i>	+	+
Total	20	14

II.5. IMPACTOS ANTRÓPICOS

La renta *per capita* del Alto Guadiana es un 85% de la española y un 65% de la europea (Rosell, 1998). En la cuenca de Las Tablas viven unas 300.000 personas, con una densidad de 35 habitantes/km². Las actividades principales siguen siendo la agrícola y la industria agroalimentaria, si bien en los años recientes cobra mayor importancia la construcción, tanto local como en otras zonas a las cuales se desplaza parte del sector (Madrid, principalmente). De todos modos y merced a la esquilmación del recurso hídrico, mayoritariamente subterráneo, la sociedad local ha mejorado su nivel de vida en las décadas recientes (Velasco, 2003). Ello ha sido a costa de reducir aceleradamente los niveles del acuífero subterráneo (Fig. 11), debido a la entrada en funcionamiento de nuevas superficies de regadío (Fig. 12), y de contaminar las aguas superficiales (Fig. 13), mediante los vertidos masivos de aguas residuales urbanas, agrícolas e industriales a los ríos Gigüela, Záncara y sus afluentes.

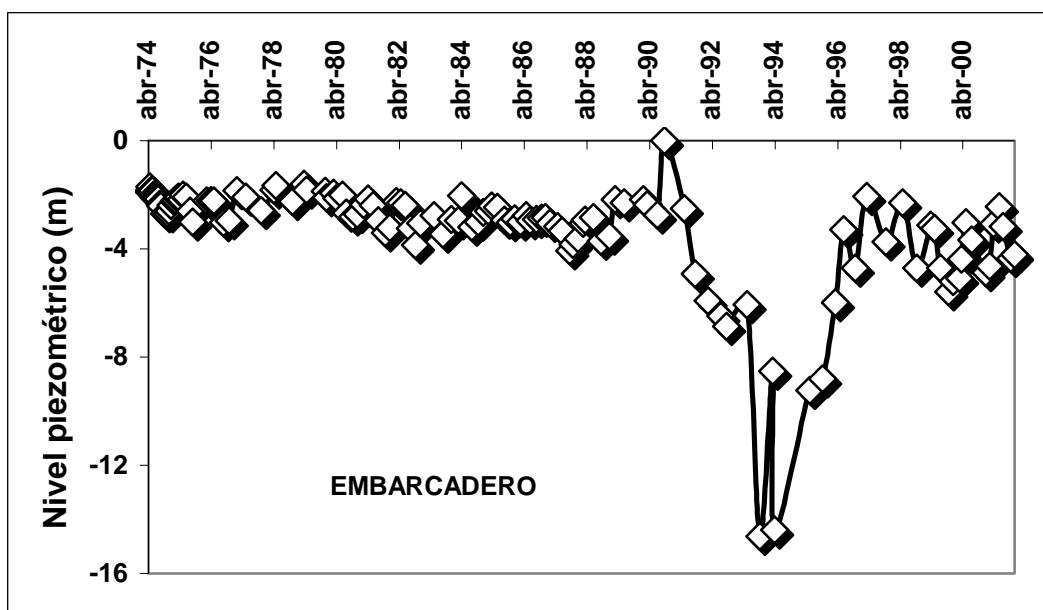
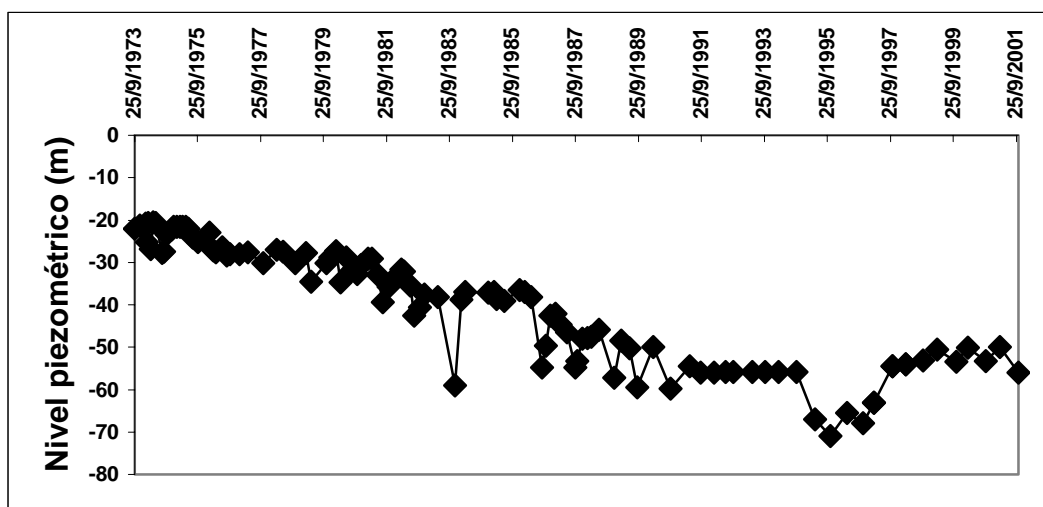


Figura 11. Evolución a largo plazo de los niveles piezométricos en el acuífero subterráneo de la Mancha Occidental. Representamos aquí los descensos en una estación central del mismo, situado al norte de la ciudad de Manzanaes, y en el entorno de Las Tablas (pozo del Embarcadero). Datos del Instituto Tecnológico y Geominero de España.

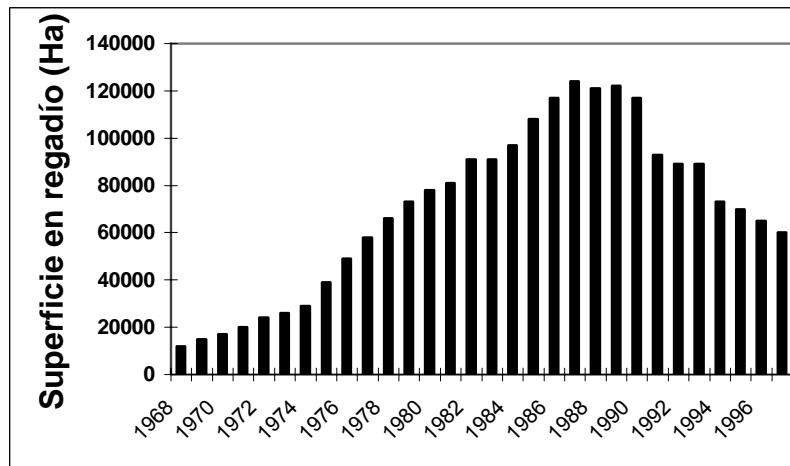


Figura 12. Superficie puesta en regadío en la cuenca de Las Tablas de Daimiel. Datos del periodo 1966-1997. Fuente: Instituto Tecnológico Geominero de España (1993) y Confederación Hidrográfica del Guadiana (datos inéditos).

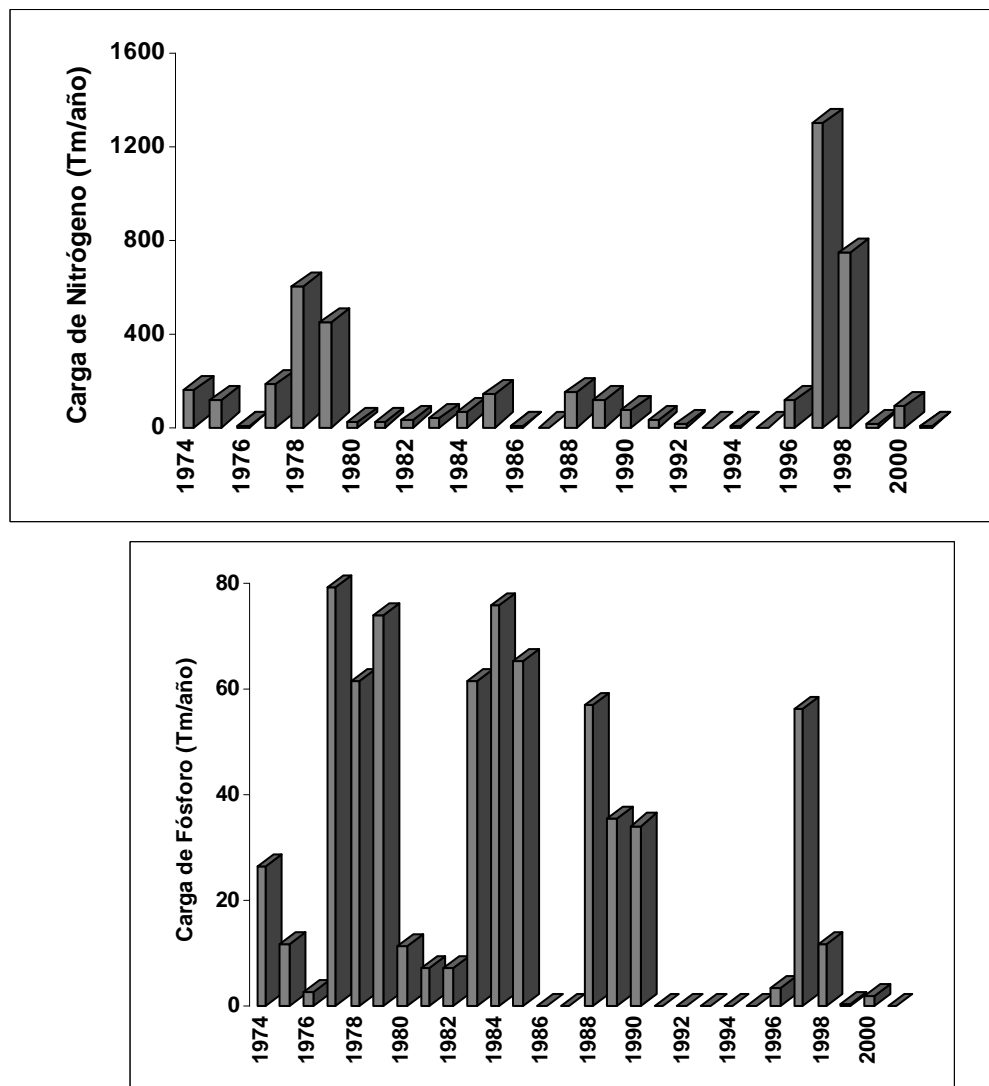


Figura 13. Cargas anuales de nitrógeno y fósforo totales que transporta el río Gigüela y entran en Las Tablas de Daimiel.

CAPÍTULO III. MATERIAL Y MÉTODOS

III.1 EL MEDIO ABIÓTICO

La superficie inundada total del Parque Nacional fue proporcionada por la Dirección del mismo. Aparte, en cada estación de muestreo de la vegetación, se midió la altura que alcanzaba el agua en cada momento de las observaciones. Además, conocida la capacidad de almacenamiento de agua del humedal, se relacionó mediante regresión con su nivel de inundación, lo cual permitió averiguar los cambios en el almacenamiento durante el periodo de estudio. El hidroperiodo y el hidronivel se registraron siguiendo los métodos de Kadlec & Knight (1996).

Cuando había agua y con frecuencia mensual, se tomaron muestras de la misma en todos los lugares de muestreo. Sobre el agua, se midieron la conductividad, el nitrógeno y el fósforo totales, siguiendo los métodos de APHA (1992) y de Bachmann & Canfield (1992).

Además, se tomaron muestras del sedimento en aquellos lugares donde se recolectaba vegetación (Fig. 14), de las cuales fueron medidas sus contenidos en carbono, nitrógeno y fósforo. Los dos primeros elementos se analizaron mediante un analizador elemental Perkin-Elmer 2400 II. El tercero, con la técnica de la Sociedad Americana de Suelos (Instrumental Methods, 1971).

III.2 ESCALA INDIVIDUAL

La toma de muestras para este Apartado se centró en cuatro lugares del Parque Nacional en los cuales la vegetación de cada una de las especies se encontraba bien desarrollada. Se trataba de la Tabla del General, el Segundo "Hide", la Isla del Maturro y el Cachón de la Leona, situadas en ese orden en el

gradiente NE-SW predominante en el humedal (Fig. 14). Todos ellos son lugares relativamente someros que se inundan anualmente, aunque algunos se secan y otros no.

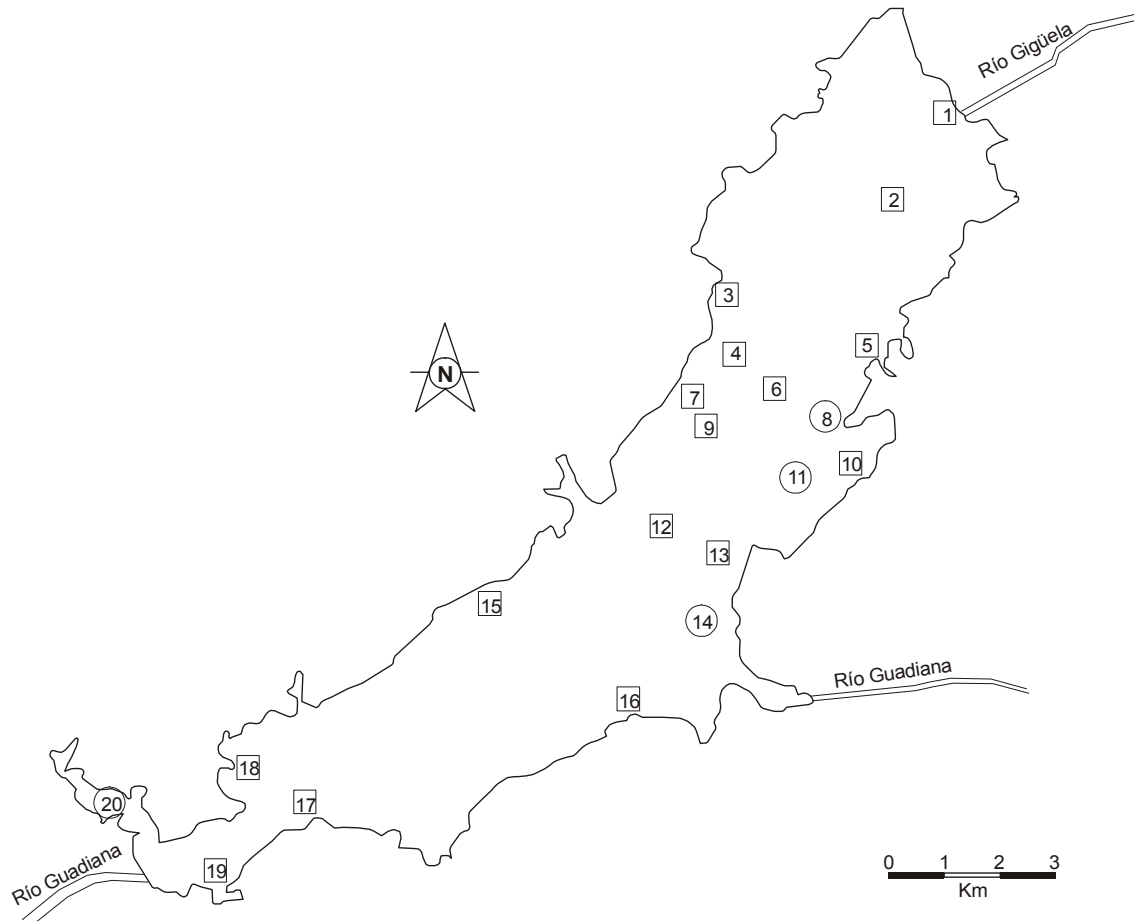


Figura 14. Las Tablas de Daimiel con las estaciones de muestreo mensual (círculos) y anual (cuadrados). 1: Patagallina, 2: Tabla de Algeciras, 3: Puntal de Casablanca, 4: Puesto del Cura, 5: Cortafuegos Sevillanas, 6: Barranco de Barberías, 7: Cortafuegos de Bauti, 8: Tabla del General, 9: Tabla de la Cuadra, 10: Cortafuegos de la Torre del Observatorio, 11: Segundo "Hide", 12: El Tablazo, 13: Embarcadero, 14: Isla del Maturro, 15: El Hito, 16: Casillas de Benito, 17: Canal viejo del Guadiana, 18: Los Pesebres, 19: Casillas de Ricardo, 20: Cachón de la Leona.

Este último es el caso de la Isla del Maturro, zona de visita para el público y que es mantenida permanentemente inundada por la dirección del Parque. Ninguna de las zonas elegidas supera los dos metros de profundidad cuando la inundación es máxima. Los muestreos se llevaron a cabo desde mayo de 2000 a diciembre de 2001, con lo cual se pudo realizar el seguimiento de dos ciclos vegetativos distintos, obteniendo así una idea de la variabilidad interanual de

las distintas variables medidas. Procuramos muestrear cada especie en dos zonas diferentes, con objeto de tener una mejor idea de la variabilidad espacial de la vegetación emergente en el humedal. Así, *Phragmites* fue muestreado en la Tabla del General y en el Segundo "Hide", si bien en este segundo lugar no se pudieron continuar los muestreos de esta planta durante 2001, pues los rodales que estábamos siguiendo fueron cortados inadvertidamente. *Cladium* fue muestreado en la Isla del Maturro y en el Segundo "Hide", mientras que *Typha* lo fue en la Tabla del General y en el Cachón de la Leona.

III.2.a. Fenología

A intervalos mensuales y en los lugares ya citados, se midieron las longitudes de los tallos, en el caso del carrizo, y de las hojas más largas, en el caso de enea y masiega. En cada muestreo se midieron diez plantas de cada especie en cada punto. También se anotó el número de hojas por planta, tanto verdes como secas, y el de inflorescencias por planta. En *Phragmites*, se midió la longitud de diez estolones rastreros en cada muestreo.

Todos los datos se han procesado para calcular medias y desviaciones típicas de todas las variables medidas.

III.2.b. Crecimiento en invernadero y campo

Las experiencias se realizaron en el invernadero del Real Jardín Botánico y en Las Tablas. Quisimos comprobar si, en condiciones controladas, había diferencias en el crecimiento. En el primer caso, se plantaron por separado rizomas de todas las especies en varias bandejas de 54 x 39 x 15 cm, rellenas con tierra vegetal hasta 10 cm de altura y encharcadas con agua del grifo. Una vez que comenzaron a sobresalir las plantitas del suelo, se marcaron y se midió regularmente su longitud hasta que el crecimiento se detuvo. Cuando esto sucedió, se extrajo la biomasa aérea verde y la subterránea de cada

planta y ambas se secaron por separado en estufa a 65 °C hasta peso constante. Dado que las tres especies no dejaron de crecer a la vez, para poder comparar entre sí las biomásas alcanzadas, las dividimos por los días transcurridos desde el comienzo del cultivo y por la superficie que colonizaron (es decir, por la superficie de la bandeja de cultivo). Así, en realidad, obtuvimos datos de producción primaria neta.

En el campo también se marcaron plantas en todas las zonas reseñadas y para todas las especies, anotándose el crecimiento en longitud de cada una en los distintos muestreos. El número de plantas marcadas por especie y lugar de muestreo ascendió a 10. Para poder comparar el crecimiento de las plantas individuales y en cada una de las medidas, se calculó una tasa de crecimiento (r , día⁻¹), según la conocida fórmula del crecimiento exponencial

$$r = [\ln (L_{t+1}/L_t)] * 1/(\Delta t)$$

donde \ln es el logaritmo neperiano, L_{t+1} es la longitud (cm) en el momento $t+1$, L_t es la longitud (cm) en el momento t y Δt es el intervalo de tiempo (días) transcurrido entre ambas medidas. Esta es la fórmula habitual para averiguar el crecimiento de las plantas y en los textos de la especialidad se conoce como "tasa relativa de crecimiento" (Hutchings, 1997; Lambers *et al.*, 1998), con la diferencia de que lo ortodoxo estriba en calcular la tasa sobre la biomasa individual y no sobre la longitud de la planta. Decidimos realizar los cálculos sobre la longitud porque hay una relación estrecha entre longitud y biomasa individual (véase el Apartado iV.2.c) y porque ello facilitaba mucho el trabajo de campo.

Una vez obtenidas todas las tasas de una misma especie y momento, se promediaron y se calculó su desviación típica para poderlas comparar con las de otras especies.

Intentamos relacionar las tasas de crecimiento con el tamaño de cada planta, es decir, con la L_t , para comprobar si las plantas más pequeñas crecían más

rápidamente, como suele ocurrir en otras fanerógamas (Hutchings, 1997). Esto se hizo mediante un análisis de correlación y otro de regresión.

Finalmente, quise comprobar si había relación entre la tasa de crecimiento estival de cada especie y algunos factores ambientales, como el hidronivel o las concentraciones de carbono, nitrógeno y fósforo en el sedimento. Para ello y aunque tenía pocos grados de libertad, efectué un análisis de correlación usando la tasa de crecimiento estival de cada especie como variable dependiente.

III.2.c. Alometría

En distintas zonas del humedal, se tomaron muestras de cada especie a fin de establecer las relaciones alométricas entre longitud del tallo (o de la hoja más larga) y biomasa aérea total de la planta. Las plantas se midieron individualmente y se pesaron en fresco y en seco, en este último caso tras su desecación en estufa de 65 °C hasta peso constante. Después, mediante modelos de regresión de tipo II (Sokal & Rohlf, 1995), se estimaron las ecuaciones alométricas de regresión. Intentamos relacionar también los datos de longitud y biomasa de los rizomas entre sí y con la parte aérea de cada planta, pero -a excepción de la masiega- no aparecieron relaciones estadísticamente significativas.

III.2.d. Almacenamiento de nutrientes

En invierno y en verano de 2001, se tomaron muestras de las porciones superficial y subterránea de cada planta en aquella localidad donde estaba mejor desarrollada. Separadas en raíces, rizomas, tallo (en el caso del carrizo) y hojas, las muestras se desecaron en estufa a 65 °C y luego se molieron y trituraron lo mejor posible para homogeneizarlas. De cada porción se analizaron al menos cinco muestras para las dos estaciones del año, pero también disponemos de algunas muestras para la primavera de 2001.

Posteriormente, se analizaron el carbono y el nitrógeno de cada muestra en un analizador elemental Perkin-Elmer 2400 II, y el fósforo mediante el método de la Sociedad Americana de Suelos (Instrumental Methods, 1971) por espectrometría de emisión óptica, en un equipo Perkin-Elmer Optima 4300 DV. Los análisis de carbono y nitrógeno se efectuaron por triplicado y los de fósforo, por duplicado.

III.2.e. Descomposición

La descomposición de la hojarasca en el agua tiene dos componentes principales: uno químico y otro biológico. El primero es fundamentalmente una liberación de sustancias desde el material vegetal hacia el agua, mientras que el segundo se debe a la actividad de los organismos descomponedores y ramoneadores (bacterias, hongos e invertebrados; Polunin, 1984).

Las experiencias se llevaron a cabo con *Cladium* y *Phragmites* en 1998-1999, cuando la enea era aún muy escasa en Las Tablas y, por eso, no fue usada en estas pruebas. Para cada helófito se preparó una “hojarasca mixta” compuesta de hojas y tallos, mezclados y secados a 65 °C hasta peso constante. En peso, la relación Carbono:Nitrógeno:Fósforo de dicha hojarasca mixta ascendió a 2353:188:1 y 364:12:1 para masiega y carrizo, respectivamente, con cocientes Carbono:Nitrógeno de 12,5 y 31,6 (véase el Apartado IV.2.d). La descomposición de cada especie vegetal fue seguida por separado durante el periodo de junio de 1998 a septiembre de 1999, con dos experimentos de descomposición: uno a corto plazo (7 meses) con bolsas de plástico (40 x 25 cm) perforadas, para medir la descomposición total de la hojarasca, y otro a largo plazo (14 meses) con bolsas de plástico enteras (40 x 25 cm), para medir sólo los efectos de la actividad químico-microbiológica sobre la descomposición de las dos especies. Así pues, las bolsas perforadas permitían evaluar la actividad tanto de invertebrados como de microorganismos y la estrictamente química, mientras que en las bolsas enteras se consideraba únicamente la intervención de los procesos químicos y microbiológicos en el proceso de descomposición; las diferencias en los resultados entre ambos tipos de bolsa,

por tanto, valdrían para cuantificar la importancia de los invertebrados en dicho proceso.

Para la descomposición total se prepararon 18 bolsas perforadas por especie (poros de 3 mm), que contenían unos 4 g de hojarasca mixta por bolsa. Las 36 bolsas cerradas y marcadas fueron sumergidas a 1 m de profundidad el día 10 de junio de 1998 y se recogieron mensualmente tres bolsas de cada especie, hasta concluir los siete meses.

En el estudio de la descomposición químico-microbiológica se utilizaron 45 bolsas enteras de plástico por especie. Cada bolsa se rellenó con unos 4 g de hojarasca mixta y 0,5 litro de agua de la zona. Las 45 bolsas cerradas, marcadas y con la hojarasca de carrizo fueron sumergidas a 1 m de profundidad en abril de 1998, y recogidas mensualmente por triplicado hasta junio de 1999. Las otras 45 bolsas conteniendo la hojarasca de masiega fueron sumergidas en julio de 1998 y recogidas mensualmente por triplicado hasta septiembre de 1999. En total, esta experiencia tuvo una duración de 14 meses para ambas especies.

En cada muestreo de bolsas se registraron las siguientes variables físico-químicas del agua local: temperatura, oxígeno disuelto, pH y conductividad. Una vez en el laboratorio, se midió el volumen final de agua en cada bolsa, se tomaron muestras de agua para análisis de nutrientes disueltos y la biomasa vegetal remanente fue secada en estufa a 65 °C durante varios días y posteriormente pesada hasta peso constante. Los análisis químicos del nitrato presente en las bolsas se llevaron a cabo por el método de Bachmann & Canfield (1992), mientras que los de amonio y ortofosfato siguieron las técnicas de Nessler y del ácido fosfomolibdico, respectivamente, descritas en los protocolos de APHA (1992). Un análisis preliminar mostró que la cantidad de nitrito presente en las bolsas de descomposición era despreciable y, por eso, no se midió.

Cálculos y análisis estadísticos.- Como es costumbre en estudios de esta índole (Petersen & Cummins, 1974), los datos de la descomposición de la materia vegetal estructural, medidos a partir de las pérdidas de peso seco de la hojarasca en las bolsas, también se representaron como pérdidas porcentuales respecto al peso inicial de la misma introducido en las bolsas, y se ajustaron a funciones lineales para especie y tratamiento (bolsas enteras y perforadas). Dichas funciones se compararon luego con un análisis de la covarianza, seguido de una prueba de Tukey (Sokal & Rohlf, 1995) al objeto de evaluar si las pendientes de regresión -que son un indicador global de la descomposición- diferían del carrizo a la masiega y entre la descomposición total (bolsas perforadas) y la químico-microbiológica. Los análisis se llevaron a cabo con el paquete informático STATISTICA.

La tasa de descomposición (k) se calculó para cada tratamiento y especie mediante la función exponencial simple:

$$e^{-k t} = M_t / M_o$$

donde M_t es la masa vegetal existente al final de un tiempo t , en días, y M_o , la masa vegetal originalmente puesta en la bolsa de plástico; dicha función es la más usada en estudios de esta clase (Olson, 1963). Los resultados tienen la unidad "día⁻¹". La tasa se estimó para cada bolsa, y después se obtuvo un valor promedio basado en las tres réplicas. Para comparar nuestros datos con los de la literatura, recalculamos en la unidad día⁻¹ todas las tasas con unidades mayores de tiempo (semana, mes y año), y empleamos la misma función exponencial anterior para transformar las tasas de porcentaje de masa remanente en tasas de descomposición, sustituyendo la componente M_t / M_o por el porcentaje de la masa remanente en escala decimal.

Usando la misma función exponencial precedente, estimamos la tasa de liberación de nitrógeno y fósforo inorgánicos a partir de sus concentraciones en las bolsas enteras. Es decir, evaluamos la liberación químico-microbiológica de los nutrientes inorgánicos durante la descomposición. Para el nitrógeno inorgánico, sumamos las concentraciones en nitrógeno de nitratos y amonio,

mientras que para el fósforo inorgánico empleamos únicamente las del ortofosfato. Como en el caso de la descomposición de la materia total, los cálculos se han realizado individualmente para cada bolsa, pero luego se estimaron la media y la desviación típica de las tres réplicas de cada especie tomadas en cada fecha de muestreo.

Los datos surgidos de los análisis anteriores fueron analizados con el "test" no-paramétrico de la U de Mann-Whitney, usando el paquete informático STATISTICA, pues la gran dispersión de los datos no garantiza distribuciones estadísticamente gaussianas, a las que puedan aplicarse análisis estadísticos más robustos. Debido a las limitaciones metodológicas y a la variabilidad registrada entre los datos, en la mayor parte de las pruebas estadísticas decidimos considerar una diferencia como estadísticamente significativa cuando la probabilidad del análisis estadístico era inferior al 10% (es decir, $p < 0,1$).

III.2.f Plasticidad fenotípica

A fin de evaluarla, seleccionamos dos variables: la altura máxima de las plantas y el peso de la inflorescencia. Hemos trabajado únicamente con los datos de aquellas localidades donde las plantas crecían mejor, es decir, en donde la limitación del crecimiento por los factores ambientales fuera la menor posible, con objeto de poder determinar la mayor variabilidad de la expresión fenotípica dependiente exclusivamente de cada planta y condicionada lo menos posible por factores del medio. Como indicador de la plasticidad, para ambas variables y para cada especie por separado calculé su coeficiente de variación.

III.3. ESCALA DE LAS MANCHAS MONOESPECÍFICAS

III.3.a. Densidad, biomasa y su control, producción

En el invernadero, cuando se detuvo el crecimiento de cada especie, se extrajo la biomasa aérea verde y la subterránea de cada planta y ambas se secaron en estufa a 65 °C hasta peso constante por separado. El paso final sirvió para estimar la biomasa por unidad de superficie. Dado que las tres especies no dejaron de crecer a la vez, para poder comparar entre sí las biomásas alcanzadas, las dividimos por los días transcurridos desde el comienzo del cultivo y por la superficie que colonizaron (es decir, por la superficie de la bandeja de cultivo). Así, en realidad, obtuvimos datos de producción primaria neta.

Este aspecto se evaluó en numerosas estaciones dispersas por todo el humedal, a fin de caracterizar lo mejor posible su variabilidad. Con la ayuda de los técnicos del Parque Nacional, durante los veranos de 2000 y 2001 se cortó a ras de suelo toda la vegetación monoespecífica presente en un metro cuadrado de cada una de las estaciones de muestreo; por lo tanto, en ambos años cuantificamos la biomasa aérea. La elección de la época estival vino dada por el hecho de que es cuando la vegetación está más desarrollada, pero aún no ha comenzado a descomponerse, es decir, se trata del mejor momento del año para evaluar el máximo desarrollo vegetal de los helófitos. Luego, esa vegetación fue desecada en estufa a 65 °C durante varios días hasta peso constante y luego registrando dicho peso. El número de estaciones para cada especie y verano osciló entre cinco y diez.

Dado que estas especies presentan un gran desarrollo de la biomasa subterránea (Rudewald-Rudescu, 1974; Conway, 1938; Fiala, 1978), nos pareció también conveniente llevar a cabo su cuantificación. Para ello y durante el verano de 2002, de nuevo con la ayuda de los técnicos del Parque Nacional

y mediante una retroexcavadora, se perforó una superficie conocida en cada una de las estaciones de muestreo, habiendo retirado previamente la biomasa aérea. Con la maquinaria se alcanzó hasta el nivel donde ya no había más raíces o rizomas de cualquier especie (véase el Apéndice Fotográfico). Después, pacientemente, se separaron de la tierra las raíces y los rizomas de cada una, los cuales se llevaron al laboratorio, donde fueron desecados y pesados por separado.

Aunque en el campo no se pudieron realizar cuantificaciones de la producción primaria, siguiendo los métodos habituales (Hopkinson *et al.*, 1980; Cronk & Fennessy, 2000), nos pareció oportuno el estimar una medida indirecta de producción neta, con objeto de poderla comparar con la medida en el invernadero. Dicha medida se calculó dividiendo la biomasa de cada especie por unidad de superficie por el tiempo transcurrido (en días) desde el momento en que comenzó el crecimiento vegetativo de cada año hasta que se cortó la biomasa para pesarla.

Para cada año del periodo 2000-2002, calculamos la eficiencia de uso de los nutrientes (nitrógeno y fósforo) por cada especie. De acuerdo con Aerts & de Caluwe (1994), viene dado por la fórmula siguiente:

$$EU = \text{Producción primaria neta} / \text{Pérdidas anuales del nutriente}$$

La producción primaria neta del nutriente se calculó como la producción primaria anual de la parte aérea de cada especie. Dado que carrizo y enea son plantas anuales, no se cometió demasiado error al asumir que toda la biomasa medida en el verano de cada año equivale a su producción neta. Otra cuestión diferente es la de la masiega, cuyas hojas son perennes durante varios años consecutivos. Su tasa de renovación promedio en el campo asciende a 0,002 día⁻¹ (véase el Apartado IV.2.b), lo cual equivale a una tasa de renovación anual de 0,73 año⁻¹. Así que la biomasa anual de la masiega fue multiplicada por esa tasa de renovación para obtener la producción neta

Las pérdidas anuales del nutriente se estimaron para carrizo, masiega y enea como las debidas a la descomposición. Nuestros propios datos para el periodo 1998-1999 (Apartado IV.2.e) nos indican que el carrizo descompone alrededor de la mitad de su biomasa producida cada año. Luego, esa descomposición se multiplica por el porcentaje del nutriente presente en la parte aérea de la planta. Para la enea consideramos los contenidos promedio del verano de cada nutriente en las hojas; para *Phragmites*, hicimos una media ponderada entre el nutriente en hojas y el nutriente en tallo. Aunque carecíamos de datos sobre las tasas de descomposición de la enea, asumimos que eran similares a las de la masiega, pues otros estudios así lo indican (Davis, 1991); a continuación, la biomasa muerta ya descompuesta después de un año se multiplicó por el contenido porcentual promedio de cada nutriente considerado en la materia vegetal viva para obtener el denominador de la ecuación. La biomasa descompuesta es, obviamente, la biomasa inicial muerta menos la remanente tras un año de descomposición. Todo esto no se pudo hacer con la masiega, pues no es una especie de biomasa aérea anual, como las otras dos. En su caso, usamos su tasa anual promedio de crecimiento y la multiplicamos por la biomasa, procedimiento menos preciso, pero habitual en ecología (Begon *et al.*, 1987).

III.3.b. La dinámica de crecimiento de las manchas

De observaciones precedentes (Cirujano, comunicación personal) sabemos que todas las especies consideradas crecen formando manchas que van ocupando el espacio y compitiendo por él con los otros helófitos. El estudio de ese crecimiento de las manchas rara vez se ha abordado para estas especies (Bodensteiner & Gabriel, 2003) y me pareció interesante el hacerlo en este humedal. En el caso de masiega y enea, los rodales o manchas suelen estar bien definidos y no es difícil su estudio. Para ello, en distintas zonas del Parque Nacional donde cada especie estaba mejor desarrollada, marcamos una serie de rodales cuyas variaciones de perímetro fui siguiendo periódicamente en 2000 y 2001. Para la masiega se definieron y marcaron 10 rodales en la Isla del Maturro, cuyo perímetro fue medido mensualmente. En el caso de la enea,

seguimos dos manchas grandes en el Cachón de la Leona. Para el carrizo, sin embargo, que cuando se efectuó el trabajo de campo era la especie más extendida, las manchas eran mucho mayores y, por tanto, más difíciles de abarcar, por lo cual resultó más sencillo evaluar los movimientos de avance de los frentes de las mismas que los perímetros en sí.

En este caso, con unas estacas fuimos señalando el avance de unos frentes seleccionados, de modo que registraba la distancia de avance entre dos muestreos consecutivos. Como el avance de esta especie no tiene lugar de modo homogéneo, y a sugerencia del Profesor Acosta Salmerón, analicé el avance de los frentes de carrizo como sigue (Fig. 15). En el borde de un frente seco de carrizo del año anterior, pero situado en una zona de hidronivel alto, se fijaron tres varas de aluminio –los puntos fijos– a 3 metros la una de la otra. A cada vara fija se le ató una cuerda enrollada larga (perpendicular al borde) hasta otra vara de aluminio (o punto móvil). Cada vez que se medía el avance del frente, se sacaba esa vara móvil del sedimento y se iba desenrollando la cuerda hasta llegar al nuevo borde de la mancha; luego se movía la cuerda unos 45° (paralelamente a la superficie del agua) para ver cuál era el menor avance del crecimiento hasta el nuevo punto móvil. Entonces, se hincaba otra vez la vara móvil en este nuevo punto y se registraba la nueva distancia entre los pares de puntos fijo (el origen) y móvil correspondientes. Ese procedimiento se repetía con los otros dos pares de puntos y así sucesivamente en todos los muestreos de los frentes. El método permitía registrar el dato nuevo de menor distancia (crecimiento), que es el valor real de movimiento del frente en cada mes. A pesar de que la mancha crece a veces ocupando el interior de una tabla, este nuevo borde remite, bien porque no todos los nuevos vástagos maduran, bien porque muchos de los que maduran también se secan sin volver a brotar el año. Y el borde que queda al final de cada ciclo es mucho menor del máximo observado hasta el final del ciclo fenológico. Es como si la dinámica de crecimiento de la mancha ya no se portara según la dinámica de crecimiento a escala individual y asumiera una nueva dinámica funcional en este nivel de organización avanzado (escala de mancha o de frente). De este modo, seguimos el avance de dos grandes frentes presentes en la Tabla del General durante el año 2001.

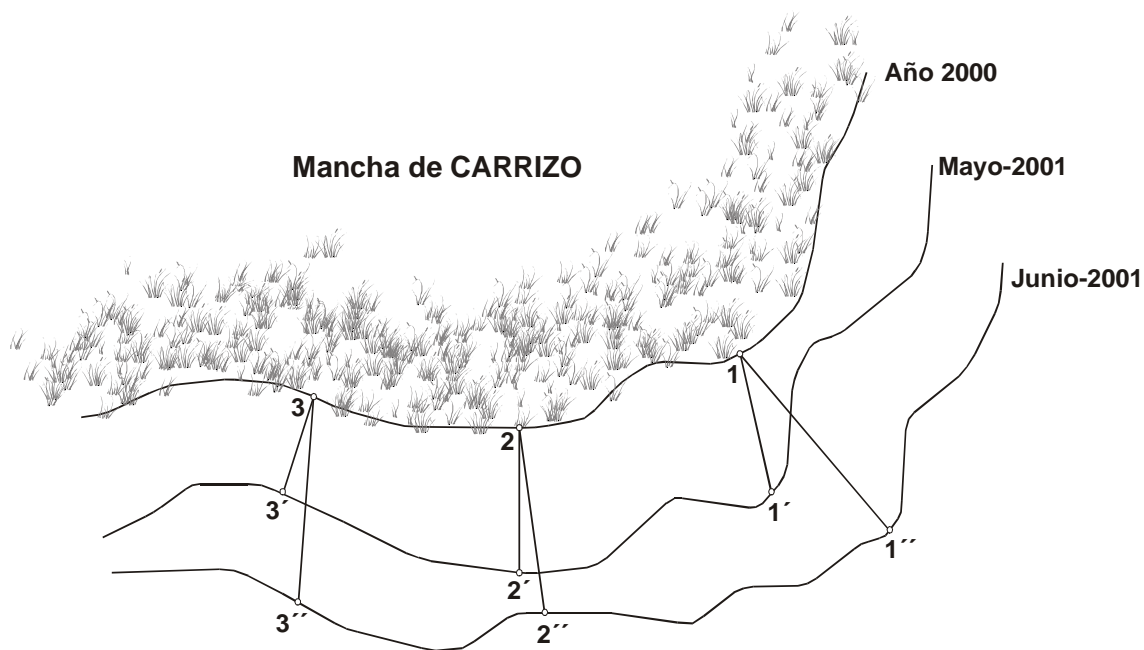


Figura 15. Método de medida del avance de los frentes de carrizo.

Las variaciones de perímetros o de frentes en relación al tiempo transcurrido entre muestreos (unidades: longitud x tiempo⁻¹) sirvieron para caracterizar la dinámica de las manchas de cada especie. Dichas variaciones se intentaron relacionar con la variable dependiente de la inundación, el hidronivel, pues pensamos "a priori" que la inundación debía influir decisivamente en la dispersión de las especies por el humedal a través del crecimiento asexual de las manchas monoespecíficas.

III.3.c Las manchas monoespecíficas a largo plazo

Mediante el programa ARC-VIEW 3.2 (ESRI, 1996), medimos la superficie y el perímetro de todas las manchas de carrizo y masiega superiores a 0,25 Ha en todas las fotografías aéreas tomadas irregularmente en el periodo 1945-2001 (véase el Apartado III.3.b). Con los datos de ambas variables para cada año, se calcularon las correlaciones y las funciones de regresión, asumiendo una

relación potencial entre ambas, tras comprobar que dicha relación era la que explicaba más varianza; dicha ecuación, además, es la más usada en los estudios de paisaje porque es la base de la geometría fractal para los paisajes de dos dimensiones (Turner *et al.*, 2001). La ecuación tiene la forma

$$\text{Superficie} = a * \text{Perímetro}^b$$

donde *a* y *b* son constantes. Las distribuciones estadísticas de los años consecutivos se representaron mediante rangos eliminando los "outliers" para que las figuras quedasen más claras y se analizaron comparándolas mediante un "test" de la U de Mann-Whitney.

III.3.d. Cambios en las manchas de mayor tamaño a largo plazo

A largo plazo, nos pareció importante también el evaluar la dinámica de las manchas más grandes, ya que eran las que podían ubicarse con más fiabilidad en los mapas y las principales generadoras de fisonomía del humedal. Para ello y a partir de las fotografías aéreas existentes, se elaboraron unos mapas georeferenciados (véase el Apartado III.3.b), en los cuales se definieron las principales manchas existentes de carrizo y masiega, ubicándolas mediante unas coordenadas centrales georeferenciadas. Las manchas de enea fueron de escasa importancia comparativa a lo largo de los años 1945-2001 y por eso no se incluyeron en este análisis. El número de manchas analizado ascendió a 8 para el carrizo y 10 para la masiega; su ubicación en el humedal se muestra en la tabla 5. Con la ayuda del programa ARC-VIEW 3.2 (ESRI, 1996), se estimaron los perímetros y las áreas de cada una de las grandes manchas, evaluando también su tasa de crecimiento de manera análoga a la realizada con las pequeñas manchas. Después, esa velocidad de crecimiento se relacionó con distintas variables abióticas que se sabe afectan a la vegetación del humedal (hidronivel, nutrientes, etc.).

Tabla 5. Situación de las manchas principales cuyos cambios se han seguido en el humedal desde 1945 a 2001.

TIPO DE VEGETACIÓN	Nº DE MANCHA	X	Y
Carrizo	1	440934	4336965
Carrizo	2	439458	4334631
Carrizo	3	437622	4332451
Carrizo	4	436300	4330975
Carrizo	5	434859	4329980
Carrizo	6	438617	4332005
Carrizo	7	440593	4333645
Carrizo	8	441838	4336217
Masiega	1	440484	4336124
Masiega	2	439942	4335225
Masiega	3	439214	4334079
Masiega	4	437804	4332437
Masiega	5	435868	4331213
Masiega	6	434737	4329958
Masiega	7	436580	4330826
Masiega	8	439369	4331476
Masiega	9	439152	4333258
Masiega	10	441543	4335328

III.4. ESCALA DEL HUMEDAL

III.4.a. Evolución temporal de las principales variables abióticas a largo plazo

"A priori", los principales factores abióticos que han influido sobre el humedal a largo plazo han sido la disponibilidad de agua y su calidad. Lamentablemente, existen pocos datos para estas variables que puedan coincidir con los mapas de vegetación contruidos a partir de las fotos aéreas disponibles (véase el Apartado siguiente). Por ello, hemos tenido que reconstruirlos desde fuentes indirectas. En primer lugar, hemos usado los datos de caudales existentes para los ríos Gigüela y Azuer, registrados por la Confederación Hidrográfica del Guadiana. Dichos valores comenzaron a obtenerse en 1944 y 1948, respectivamente, para cada río. No ha habido datos recientes de caudales en

el río Guadiana antes de su entrada en Las Tablas; sólo existen algunos datos desde 1910 hasta la Guerra Civil española.

Los datos de calidad de las aguas de dichos ríos comenzaron a recabarse en 1973 y 1980, respectivamente. En cualquier caso, los datos disponibles hasta mediados de la década de 1990 sólo eran de nutrientes inorgánicos disueltos. Nosotros, mediante regresiones entre los datos de nutrientes totales y nutrientes disueltos existentes a partir de 1994, hemos transformado aquellos datos en nutrientes totales. Hemos asumido que en años anteriores a esas fechas no había contaminación alguna en los ríos, de modo que hemos aplicado las cifras más bajas de calidad disponibles para el periodo 1973-2001 al periodo 1945-1972. Y de nuevo, se carece de datos de calidad para el Guadiana antes de su entrada en el Parque Nacional.

Para el humedal se tienen algunos datos dispersos de nutrientes inorgánicos en la década de 1970 (Sáez Royuela, 1975), los cuales han sido transformados de igual manera que los anteriores para obtener los nutrientes totales. He elegido la estación del molino de Molemochó como representativa de todo el humedal, pues desde los años '80 del siglo pasado el flujo del agua ha cambiado en el humedal (Sánchez Carrillo, comunicación personal) y el agua que entra por el río Gigüela se desplaza hacia esa zona, resultando la de características más promedio de la calidad hídrica en el humedal (Alvarez Cobelas, comunicación personal). En el caso de los datos que faltaban, fundamentalmente para la década de 1980, se obtuvieron por regresión múltiple con las concentraciones de las sustancias y los caudales del Gigüela y el Azuer y el nivel de inundación en el humedal como variables independientes. En general, este conjunto de variables explica alrededor de un 70% de la varianza de la concentración promedio de nutrientes totales. Como indicador principal de la calidad del agua, he usado el fósforo total, dado que es el más ampliamente empleado en los estudios de eutrofización de aguas dulces (Vollenweider, 1968).

Con los datos del producto de caudales y de concentraciones de nitrógeno y fósforo totales (es decir, con los datos de la carga de nutrientes), se han

calculado los flujos superficiales anuales de cada nutriente hacia Las Tablas, dividiendo esa carga por la superficie del humedal. Los aportes del Guadiana, como ya se ha comentado, no han podido ser estimados, pero han debido ser despreciables, a juzgar por los datos recientes de fósforo en el acuífero (Encinas, comunicación personal) y los verosímilmente bajos de nitrógeno antes de 1986, porque la agricultura no había experimentado aún la expansión que luego sufrió; en dicha fecha dejaron de manar los Ojos del Guadiana.

Para conocer la inundación del humedal mes a mes también hubo que realizar numerosos cálculos. Dicha inundación se viene registrando regularmente desde los años '80 del pasado siglo por el personal del Parque Nacional. Para los años anteriores hasta 1945 empleamos los datos de caudales de Gigüela y Azuer. En el caso del Guadiana que manaba por los Ojos, asumimos como constantes hasta 1980 los promedios mensuales del periodo 1910-1940; después de esa fecha la sobreexplotación acelerada del acuífero subterráneo acabó rápidamente con los aportes de origen freático. Conocidos los aportes fluviales, la capacidad de almacenamiento del humedal (unos 15 Hm³) y mediante un balance hídrico mensual promedio, obtenido a partir de los datos de Sánchez Carrillo (2001), pudimos estimar la superficie inundable en los años en los que no se registró.

Con los datos mensuales de inundación, estimamos varios promedios mensuales de inundación para distintos periodos históricos del humedal, que fueron los siguientes: humedal de funcionamiento hídrico "normal" (años 1945-1980), humedal sufriendo la sobreexplotación del acuífero (años 1981-1991), años de sequía y sobreexplotación (años 1992-1995), años sin sequía y con cierta recuperación de la sobreexplotación por las lluvias y algo de ahorro hídrico agrícola (años 1996-2001).

III.4.b. Evolución temporal de la vegetación a largo plazo

Se estudió mediante las fotografías aéreas disponibles, pertenecientes a distintos vuelos realizados por una serie de administraciones públicas

nacionales e internacionales. Los vuelos disponibles son los de 1945, 1956, 1977, 1984, 1993, 1997 y 2001. La experiencia de campo de Santos Cirujano permitió identificar en las fotos aéreas en blanco y negro las dos especies principales de las plantas emergentes que hay en el humedal: el carrizo y la masiega. Un vuelo georeferenciado, realizado en el año 2001, fue la base para la georeferenciación de los demás mapas. Las coberturas totales de las dos plantas para cada mapa y año se estimaron mediante el programa ARC-VIEW 3.2 (ESRI, 1996).

III.4.c. Pautas espaciales a largo plazo

El área de máxima inundación del humedal se dividió en una malla de 186 (300 x 300 m) celdillas. Se registró la cobertura de las dos especies emergentes principales (*Cladium mariscus* y *Phragmites australis*) en cada celdilla usando los siguientes indicadores semicuantitativos: 0 – ausencia de la planta, 1 – cobertura del 1-20%, 2 – cobertura entre el 21 y el 40%, 3 – cobertura del 41 al 60%, 4 – cobertura del 61 al 80%, 5 - más del 80% de cobertura. Dada la extensión muy limitada del carrizo en 1945, no se analizaron sus pautas espaciales en dicho año. Durante el periodo de estudio considerado (1945-2001), la superficie ocupada por la enea fue siempre extremadamente reducida (inferior al 5% del total del humedal) y, por eso, no fue tomada en cuenta en este estudio.

Las pautas de autocorrelación espacial de las coberturas de cada especie se han calculado mediante el índice de Moran (Moran, 1950), el cual ha demostrado ser el más sensible para detectar las pautas espaciales (Fortin *et al.*, 1989). Un correlograma es una gráfica en la cual los valores del índice de Moran se representan en las ordenadas frente a las distancias entre localidades (en abscisas). El número de valores esperables es alto porque estamos trabajando con una malla de 186 celdillas, de modo que los valores de la distancia se agrupan en clases de distancias, lo cual permite calcular el coeficiente de autocorrelación mediante distintas comparaciones entre los lugares de muestreo de cada mapa. Por lo tanto, los valores de la distancia se

recodifican en clases de distancia; el número de clases de distancia se elige siguiendo la regla de Yule (Legendre & Legendre, 1998), la cual depende del número total de datos en la matriz de distancias euclídeas calculada a partir de las coordenadas geográficas de cada celda de 9 Ha, es decir, de 186×185 celdas (= 34110). Los valores positivos del índice de Moran que superan un cierto valor crítico indican un agrupamiento para una determinada clase de distancia. Dicho de otro modo, un correlograma espacial calculado de esta manera es un gráfico que muestra el grado de aglomeración de la cobertura a lo largo de clases de distancia sucesivas.

En todos los casos, los correlogramas en todas las direcciones se calcularon sobre los datos de cobertura anual de carrizo y masiega por separado, usando el paquete estadístico R (Casgrain & Legendre, 2001). Los valores críticos para la autocorrelación de cada distancia se obtuvieron mediante un método de randomización seguida por una corrección de Bonferroni (Legendre & Legendre, 1998), en tanto que la significación estadística global de los correlogramas se evaluó mediante el método de Oden (1984), también seguido por la corrección de Bonferroni. La identificación e interpretación ecológicas de los correlogramas se llevó a cabo mediante los criterios de Legendre & Fortin (1989) y Sokal (1979).

El índice de autocorrelación se estima con facilidad asumiendo una condición de estacionariedad débil (Cressie, 1993), lo cual significa que toda la superficie de estudio puede describirse mediante una única función de correlación. Sin embargo, puede haber un segundo factor de variabilidad espacial, que se comprueba descartando el gradiente principal mediante un análisis de superficie de tendencia, el cual emplea una ecuación de tercer grado, parte de cuyos términos se van descartando mediante un proceso de regresión múltiple por pasos a fin de evitar el aumento artificial de la varianza explicada (Borcard *et al.*, 1992). Dicho de otro modo, obtuve un residuo de las coberturas de cada especie y año restándole los datos de un análisis de superficie de tendencia; posteriormente, volví a estimar un correlograma sobre los residuos, usando el paquete R (Casgrain & Legendre, 2001). Esto se realizó para todos los mapas de carrizo y masiega divididos en celdas de 300×300 metros, a excepción de

los de 1993 porque en ellos no aprecié la existencia de dicho gradiente al usar el "test" de correlación serial de Durbin-Watson.

Como sospechamos que podía haber anisotropía en el tamaño de las manchas, debido a la entrada del río Guadiana por el este del humedal hasta 1986, decidimos comprobar si había tal efecto. Sin embargo, la anchura del humedal no permitió suficientes grados de libertad aplicar una metodología basada en la autocorrelación de Moran. Por lo tanto, calculamos distintos variogramas (Rossi *et al.*, 1992) sobre los datos de cobertura de cada especie en cada año en cuestión, tras eliminar la tendencia espacial del eje E-W usando una superficie de tendencia de manera análoga a la anterior. Los variogramas se calcularon con 20° de tolerancia usando el paquete GEO-EAS (Computer Sciences Corporation, 1988).

Realicé también un análisis de "cluster", mediante el algoritmo UPGMA (Legendre & Legendre, 1998), con objeto de encontrar las similitudes entre pautas espaciales indicadas por los correlogramas, tanto con los totales como con aquéllos a los que había eliminado previamente el gradiente principal.

III.4.d. Indicadores cuantitativos del paisaje a largo plazo

Muchos son los indicadores que se han propuesto para valorar cuantitativamente los distintos aspectos del paisaje vegetal (O'Neill *et al.*, 1988). Los imprescindibles para caracterizar un paisaje simple, como Las Tablas de Daimiel, son el grado de contagio, la dominancia y la forma (Turner *et al.*, 2001). Yo he calculado estos índices a partir de los mapas realizados con las fotos aéreas de 1945, 1956, 1977, 1984, 1993, 1997 y 2001. El grado de contagio viene dado por la fórmula (Turner *et al.*, 2001)

$$C = [1 + \sum \sum P_{ij} * \ln (P_{ij})] / (2 * \ln s)$$

donde es P_{ij} la probabilidad de que dos celdas adyacentes tomadas al azar pertenezcan a las especies i y j , s es el número de especies distintas que

conforman el paisaje y \ln es el logaritmo neperiano. El valor puede oscilar entre 0 y 1, siendo éste último caso el de la máxima agregación de las distintas especies.

La dominancia del paisaje supone la desviación existente desde la máxima diversidad posible del paisaje y se puede estimar con la fórmula (Turner *et al.*, 2001)

$$D = [\ln s + \sum P_i * \ln P_i] / \ln s$$

donde P_i es el porcentaje del paisaje total ocupado por la especie i y s ya se ha descrito más arriba. Este indicador puede oscilar entre 0 y 2.

Finalmente, la forma se suele estimar a partir de la dimensión fractal del paisaje, que en dos dimensiones no puede superar el valor de 2. Se calcula extrayendo el promedio de las dimensiones fractales de todas las manchas de las especies presentes en el humedal. Cada dimensión fractal se calcula de acuerdo con la fórmula (Turner *et al.*, 2001)

$$F = \ln (A) / [\ln P + \ln k]$$

donde A es el área de cada mancha, P su perímetro y k la constante que las liga en la función potencial $A = k * P^F$. Este cálculo puede hacerse por separado para cada especie y eso se ha hecho también para carrizo y masiega.

Por último, me pareció interesante comprobar el grado de fragmentación de la población de cada especie en cada año para el cual había un mapa. Esto se hizo simplemente cuantificando el número de manchas de cada especie superiores a 0,25 Ha que había en cada mapa.

Estos cuatro indicadores de paisaje se han calculado para cada año en que existía mapa de vegetación con las subrutinas *Patch Analyst* del paquete ArcView 3.2 (ESRI, 1996).

III.4.e. Variables de control de la cobertura a largo plazo

Usé distintas técnicas estadísticas, tales como la correlación y la regresión, para relacionar los datos de las variables abióticas medidas con los de cobertura de las dos especies principales de la vegetación a largo plazo: el carrizo y la masiega. Los datos de la enea no fueron usados porque hasta el año 2002 han supuesto menos de un 5% de la cobertura total de la vegetación en el humedal y, por tanto, no resultaba relevante. Dado que otros estudios previos (Alvarez Cobelas, comunicación personal) hacían pensar en retardos en la respuesta de las especies a los factores abióticos, probé también a analizar los datos desfasados en el tiempo.

III.5. AUTOECOLOGÍA DE LAS ESPECIES

A escala regional la autoecología de las especies está determinada por diferentes factores que para Las Tablas de Daimiel resultan bastante homogéneos, como es el calcio en el caso de *Phragmites* y *Cladium* (Cirujano & Medina, 2002). Centrados en este humedal, la he determinado teniendo en cuenta dos aspectos complementarios: el ambiente abiótico y las características fenotípicas de cada especie. El primero es lo que Southwood (1977) denomina la "plantilla del hábitat" (*habitat template*), mientras que el segundo es lo que Westoby (1998) llama el "esquema de la estrategia ecológica vegetal" (*plant ecological strategy scheme*).

La plantilla del hábitat la he definido con cinco ejes principales: el hidroperiodo, el hidronivel y los contenidos de carbono, nitrógeno y fósforo en el sedimento. Estas variables son las principales que determinan la dinámica de las plantas en los humedales (Cronk & Fennessy, 2001). Para cada especie he calculado el promedio y la desviación típica de cada una de dichas variables en los lugares en los que alcanzó un mayor desarrollo cada año.

El esquema de la estrategia ecológica vegetal sigue las orientaciones de Westoby (1998) con una salvedad. En principio, se trata de cuantificar tres variables para cada especie: la altura de la planta, el área específica de la hoja y el número de semillas por planta. La primera variable sería un indicador fenotípico; la segunda, uno fotosintético, y la tercera, uno reproductivo. El área específica de la hoja se calcula como

$$AEH = \sum S_H / \sum b_H$$

donde S_H es la superficie de la hoja, b_H es el peso de la misma y el área específica de la hoja, AEH , se mide en m^2/kg (Lambers *et al.*, 1998). La superficie de la hoja se estimó por planimetría. Para estimar esta variable en las plantas emergentes de Las Tablas, realicé los cálculos para cada planta de cada una de las tres especies en los muestreos estivales y luego hallé su promedio. Ese mismo procedimiento se usó para estimar la altura de la planta. Finalmente, y ésta es la modificación respecto a la propuesta de Westoby (1998), en lugar del número de semillas por planta, empleé el promedio de la longitud de los rizomas. El motivo de sustituir semillas por rizomas es que en estas especies, implantadas en el humedal desde hace mucho tiempo, el modo principal de dispersión de las mismas es por rizomas subterráneos y no por semillas.

Los datos de las tres variables fueron transformados logarítmicamente para reducir la variabilidad y luego se proyectaron en gráficas tridimensionales mediante el programa Surfer7.0 (Golden Software, 1999).

CAPÍTULO IV. RESULTADOS Y DISCUSIONES PARCIALES

IV.1 EL MEDIO ABIÓTICO

La inundación es la variable fundamental en la dinámica ecológica de Las Tablas. Las pautas durante la fase de estudio fueron similares (Fig. 16): un máximo primaveral producido por el trasvase desde la cuenca del Tajo y mínimos estival y otoñal. En 2001 hubo más superficie inundada y durante más tiempo que en 2000.

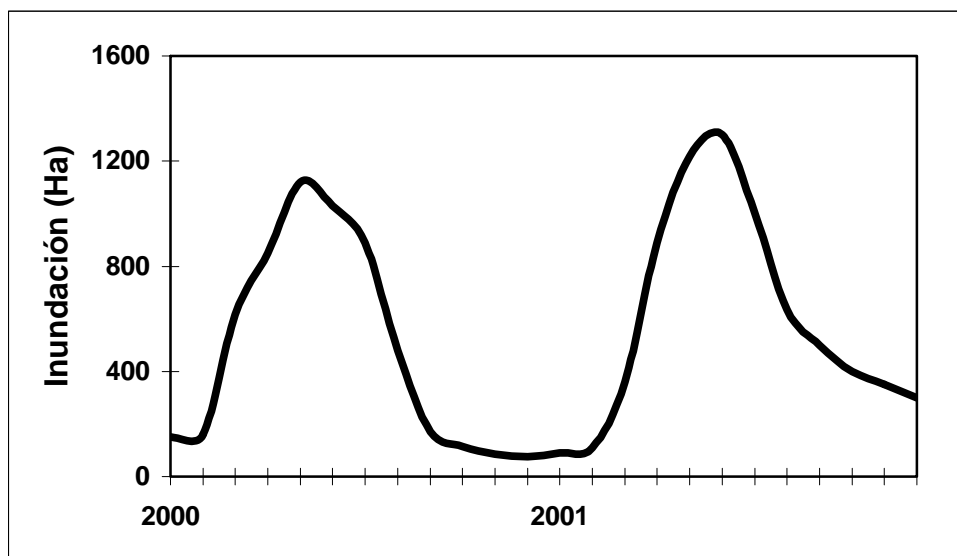


Figura 16. Superficie inundada en el humedal durante el periodo de estudio 2000-2001.

El almacenamiento de agua y su agotamiento siguieron un curso análogo al de la inundación, con máximos de almacenamiento a finales de la primavera y máximos de pérdidas en el verano (Fig. 17). De todos modos, estos datos obtenidos para todo el humedal no ilustran sobre lo sucedido en los lugares concretos donde se analizaba la vegetación emergente. Así, tuvimos hidroniveles muy dispares en cada uno de ellos. Por ejemplo, en la Isla del

Maturro el hidronivel apenas varió estacional o interanualmente, pues se trata de la zona visitable por el público y la gestión del Parque Nacional mantiene allí una inundación aproximadamente constante. La Tabla del General jamás quedó sin agua, pero en ella hubo oscilaciones estacionales del hidronivel. Finalmente, el Cachón de la Leona y el Segundo "Hide", además de mostrar cambios estacionales, quedaron en seco durante el verano y el otoño de 2000 y el invierno de 2001 (Fig. 18). El hidroperiodo, por lo tanto, fue permanente en la Isla del Maturro y en la Tabla del General, mientras que duró sólo unos meses en 2000 y 2001 en las otras dos localidades.

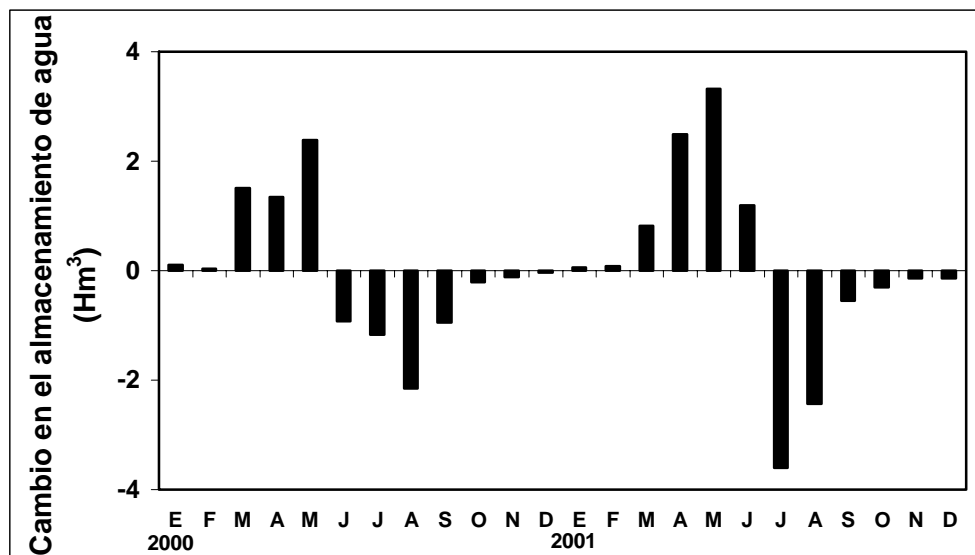


Figura 17. Cambios en el almacenamiento de agua en el humedal durante el periodo 2000-2001.

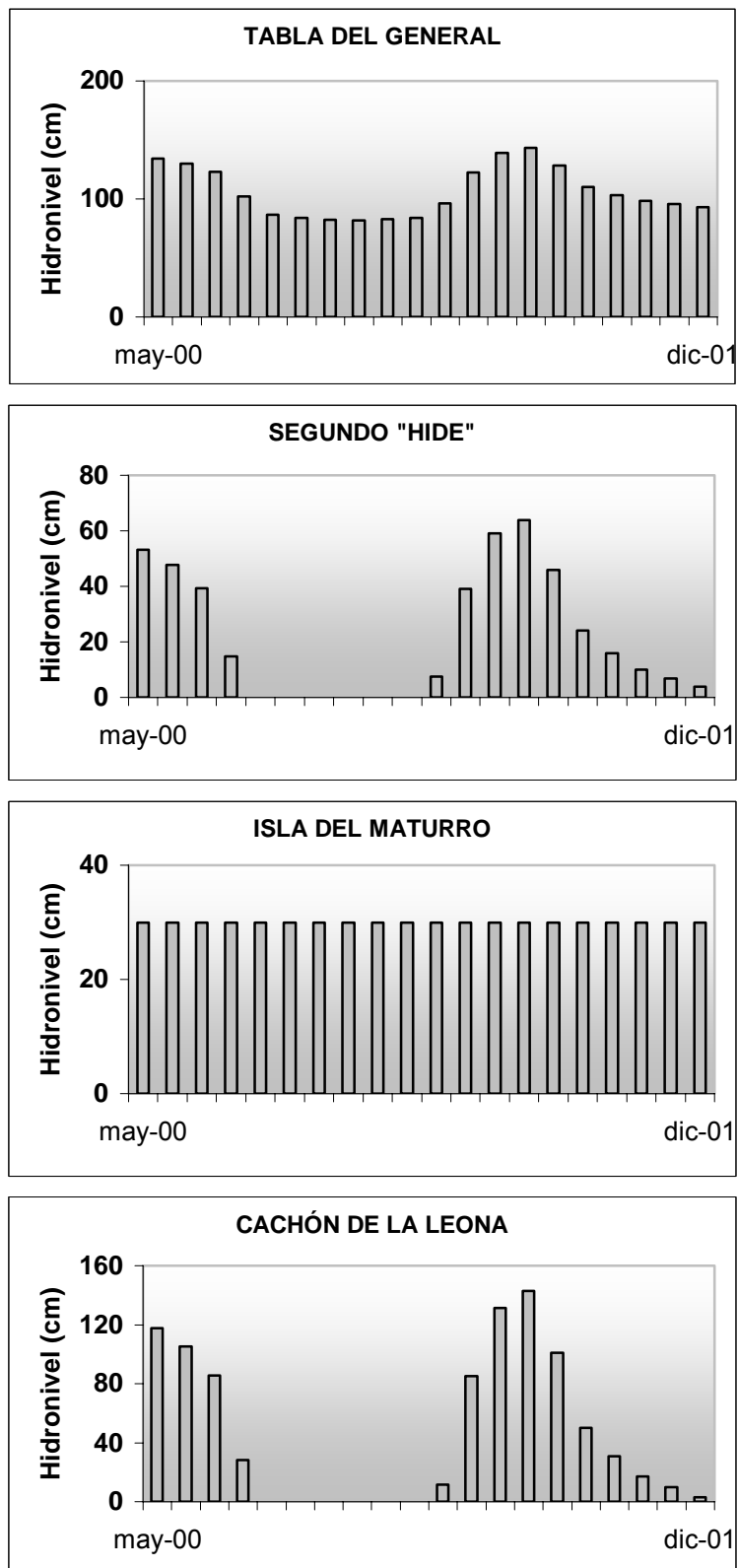


Figura 18. Hidronivel en las zonas de muestreo de la vegetación emergente, desde mayo de 2000 a diciembre de 2001.

La salinidad del agua, medida como conductividad, resultó extraordinariamente variable para todas las estaciones, a excepción de la del Segundo "Hide" (Fig. 19). Su amplitud fue de 1,7-13 mS/cm. Este hecho es normal en un humedal tan fluctuante, en el cual la concentración y dilución salinas dependen del balance hídrico y éste cambia con suma rapidez (Fig. 18) (Sánchez Carrillo, 2001).

En cuanto al nitrógeno total, además de muy variable en las cuatro estaciones, se presentaron unas concentraciones más elevadas en la Isla del Maturro y en el Cachón de la Leona (Fig. 20). El rango de variación del nitrógeno total osciló entre <1 y 9 mg N/L. Dichas cifras pudieron deberse, en parte, a la resuspensión de material sedimentado en descomposición. Esas cifras son similares a las presentes en humedales hipertróficos (Mayer *et al.*, 1999) y reflejan también las entradas masivas de nitrógeno desde la cuenca hidrográfica (véase el Apartado II.5), la carga interna (Sánchez Carrillo & Alvarez Cobelas, 2001) y la retención del nitrógeno en el humedal, pues la presa terminal limita las salidas de agua con materiales a los momentos de máxima inundación, que suceden raramente.

El fósforo total resultó también sumamente variable en todas las estaciones y épocas del año, con máximos en el Cachón de la Leona durante el verano de 2000 (Fig. 21). Su rango fue de 0,05-2,30 mg P/L, similar al existente en los Norfolk Broads de Inglaterra (Moss, 1983), ecosistema éste más complejo, con ríos, lagos, marismas y zonas de transición entre ellos.

Toda esta gran variabilidad química es típica de este humedal (Alvarez Cobelas *et al.*, 2001; Sánchez Carrillo & Alvarez Cobelas, 2001) y resulta difícil de explicar. Los procesos locales de descomposición y la conectividad entre zonas del humedal en momentos concretos pudieran ser los responsables de estas variaciones, pero aún resulta prematuro sugerir en qué manera. En otros humedales, en especial los más fluctuantes (Thoms, 1998), la variabilidad físico-química resulta también elevada y es el producto de la interacción entre los aportes externos, la dinámica de las comunidades biológicas y los suelos del humedal (Mitsch & Gosselink, 2000; Vymazal, 1995).

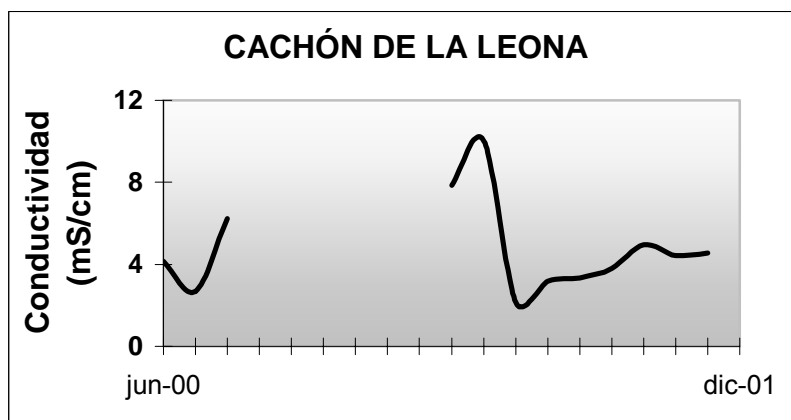
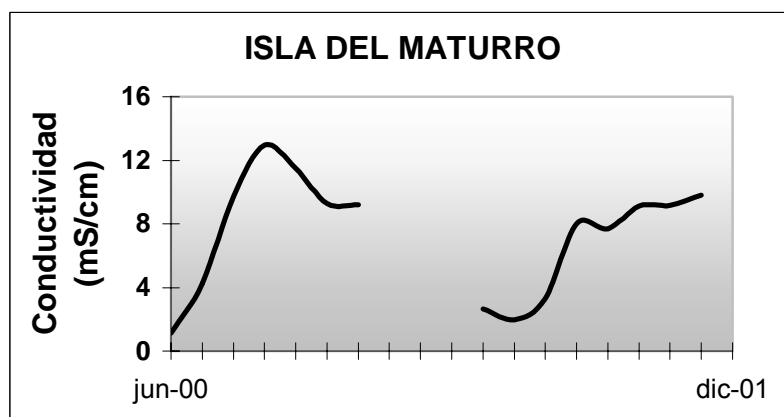
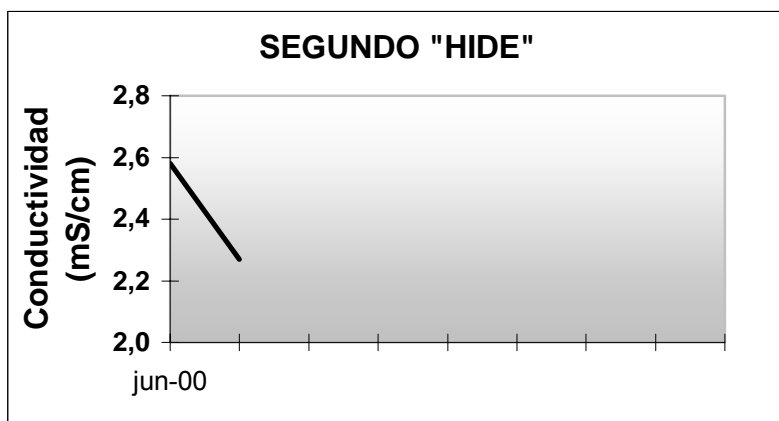
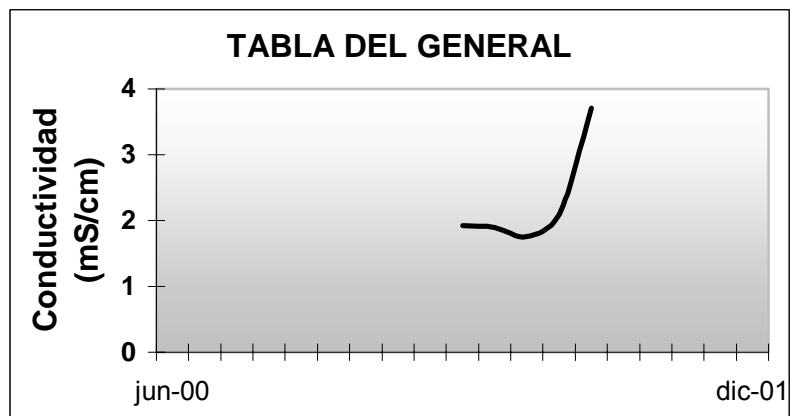


Figura 19. La conductividad de las aguas en las zonas de muestreo de la vegetación emergente durante el periodo junio de 2000 a diciembre de 2001.

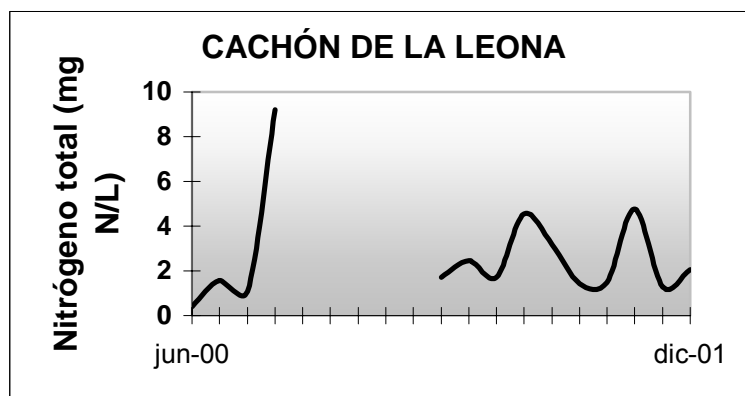
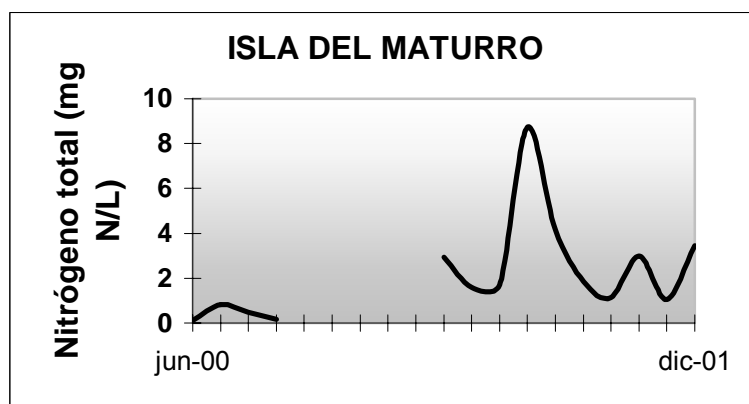
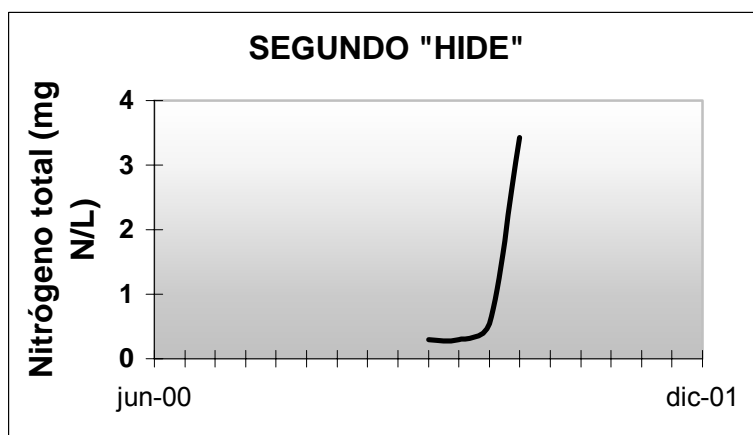
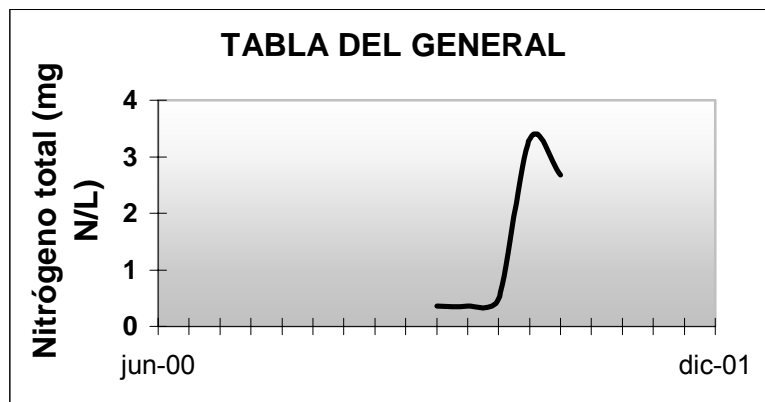


Figura 20. Concentraciones del nitrógeno total en las aguas de las zonas donde se muestreó la vegetación emergente.

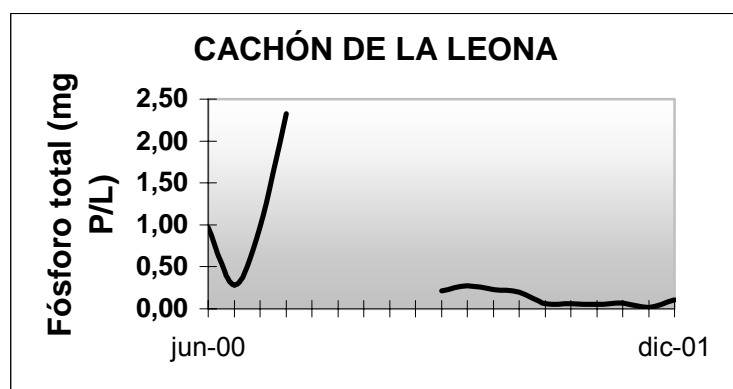
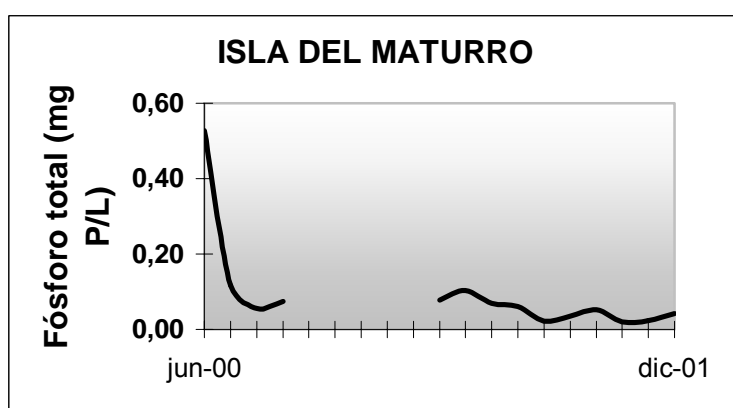
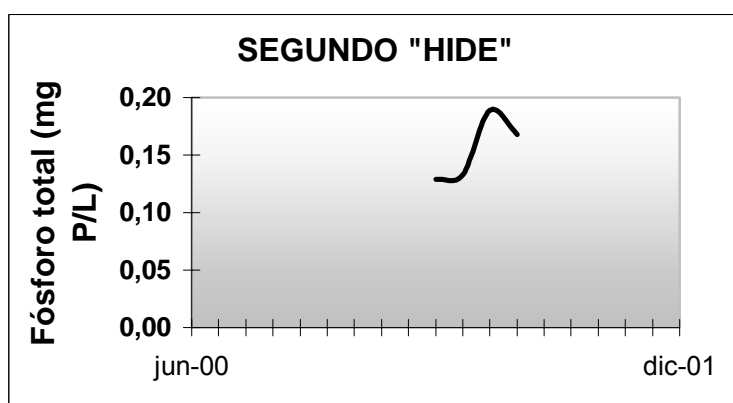
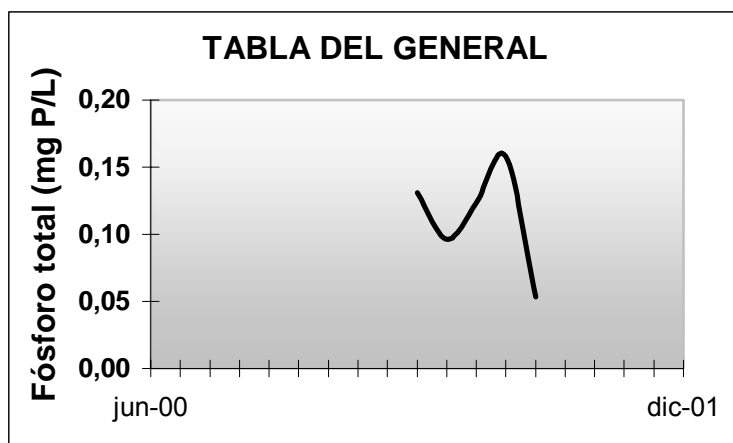


Figura 21. Concentraciones del fósforo total en las aguas de las zonas donde se muestreó la vegetación emergente.

Los sedimentos muestran también una variabilidad apreciable en cuanto a su contenido en carbono, nitrógeno y fósforo (Figs. 22-24). Sin embargo, las cuatro estaciones de muestreo no aparentan ser estadísticamente distintas para ningún nutriente del suelo ("test" de la "t" de Student, $p > 0,05$; Fig. 25). En promedio de peso, la relación C:N:P ascendió durante nuestro periodo de estudio a 269:10:1, 291:12:1, 450:16:1 y 291:15:1 para la Tabla del General, el Segundo "Hide", la Isla del Maturro y el Cachón de la Leona, respectivamente, lo cual sugiere que en la Isla del Maturro había bastante más carbono en términos relativos que en los demás lugares. La relación entre el nitrógeno y el fósforo parece ser más constante entre estaciones, pues oscila en el rango 10-16:1.

Los datos obtenidos de carbono sedimentario en los veranos de 2001 y 2002 para un buen número de estaciones en el humedal indican que la mayor parte de las concentraciones se hallan en el rango 10-15%, aunque con algunas excepciones (Fig. 26). No parece haber ningún gradiente espacial claro. Tampoco hay cambios de un año al siguiente, según se deduce de los resultados de una prueba de Student ($p > 0,05$).

En el caso del nitrógeno (Fig. 27), tampoco hay una tendencia espacial demasiado clara, pero sí hay diferencias entre un año y el siguiente, según una "t" de Student ($p < 0,05$), pues en 2002 parece haber más concentración de nitrógeno en el sedimento del humedal.

Finalmente, para el fósforo la variabilidad entre estaciones parece aún mas notable, pero -de nuevo- sin pautas espaciales claras (Fig. 28). También en este caso hay diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,05$) entre 2001 y 2002, detectándose más fósforo en este último año.

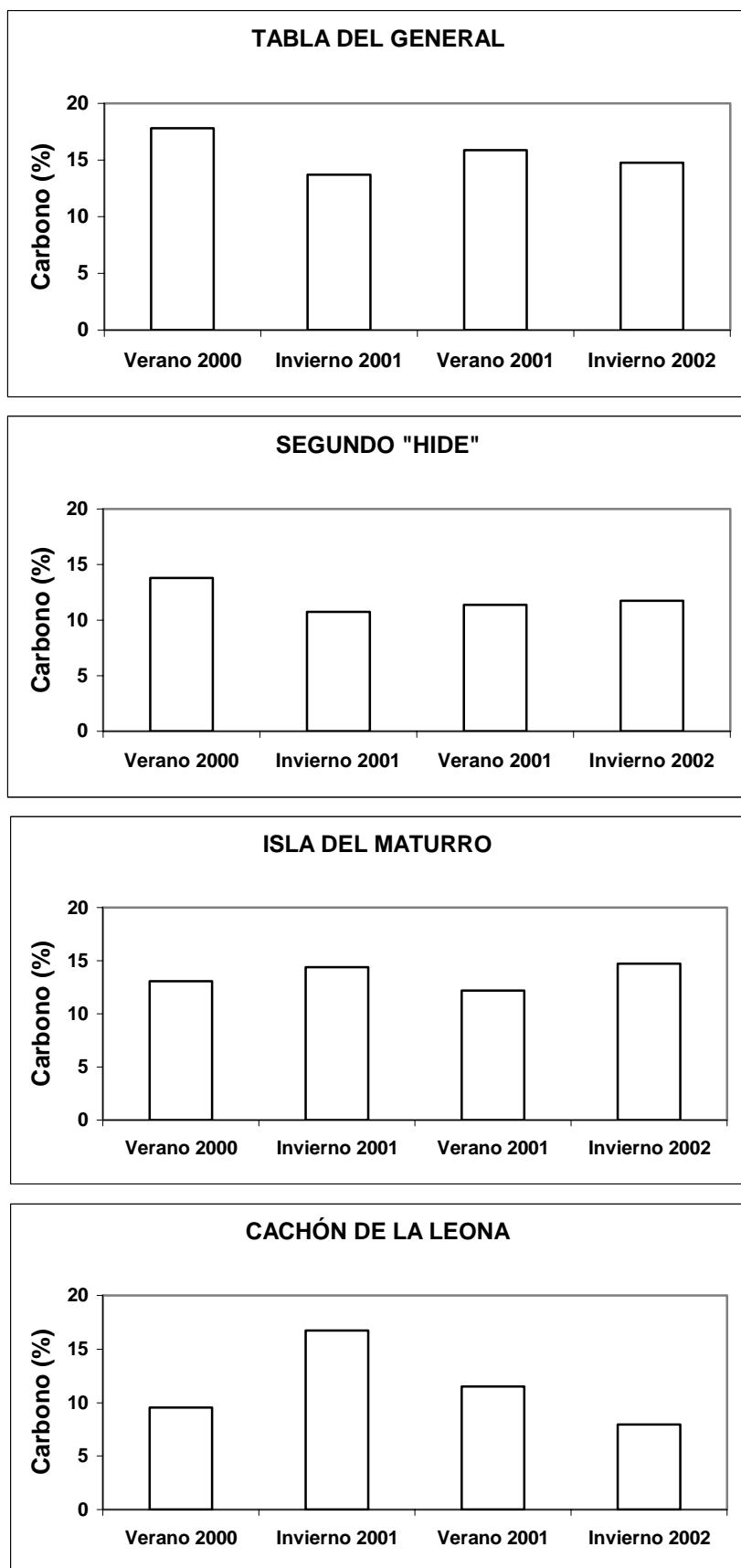


Figura 22. Carbono total en los sedimentos de las zonas de estudio de la vegetación emergente.

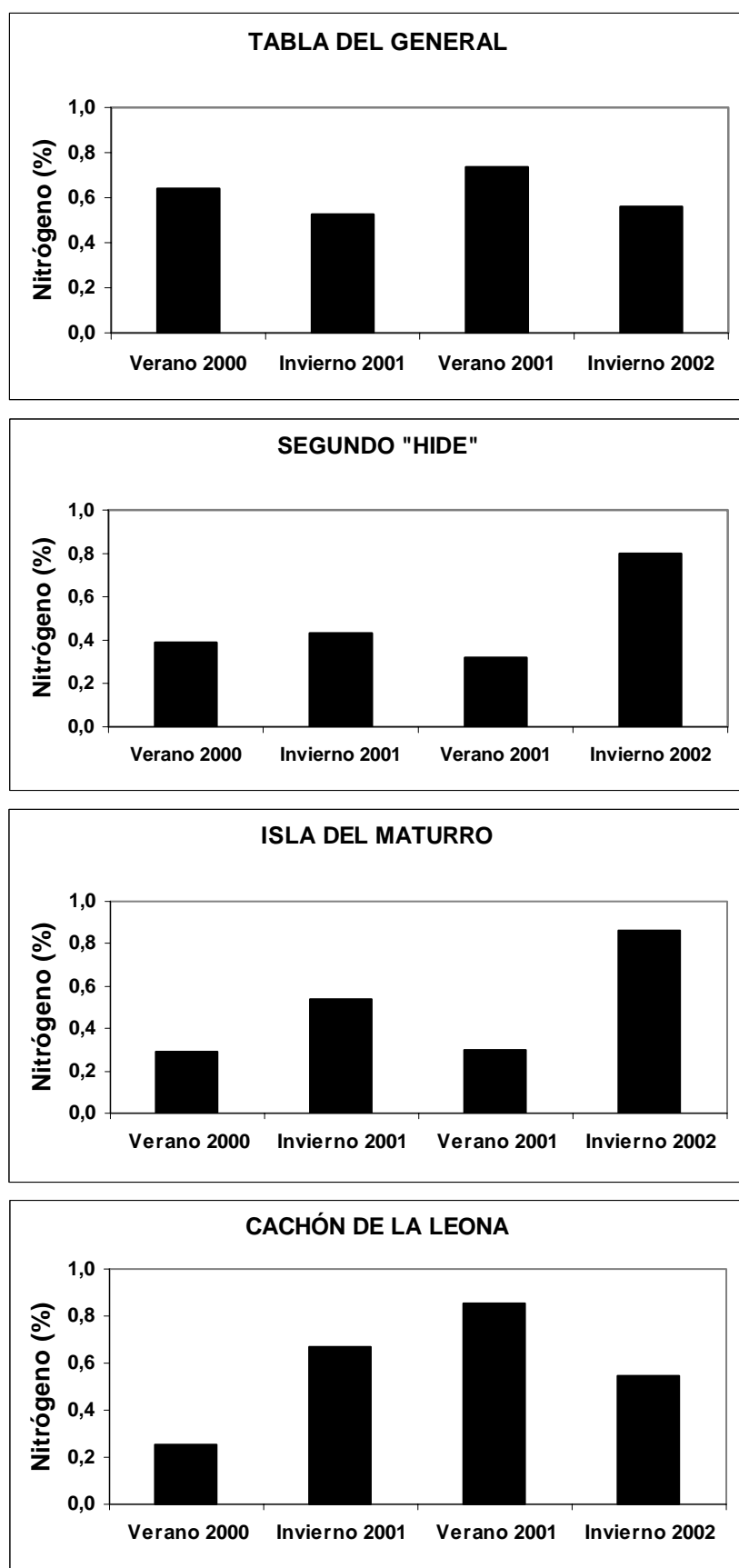


Figura 23. Nitrógeno total en los sedimentos de las zonas de estudio de la vegetación emergente.

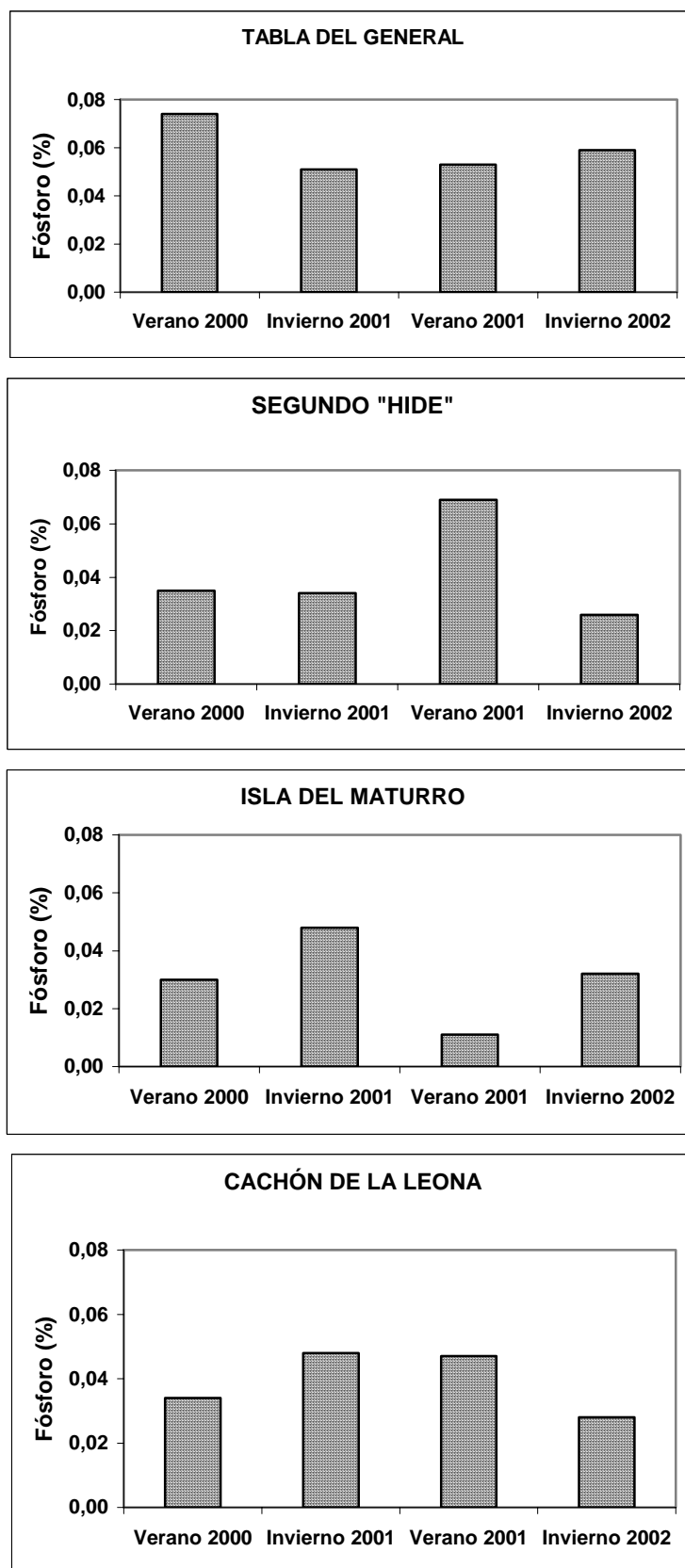


Figura 24. Fósforo total en los sedimentos de las zonas de estudio de la vegetación emergente.

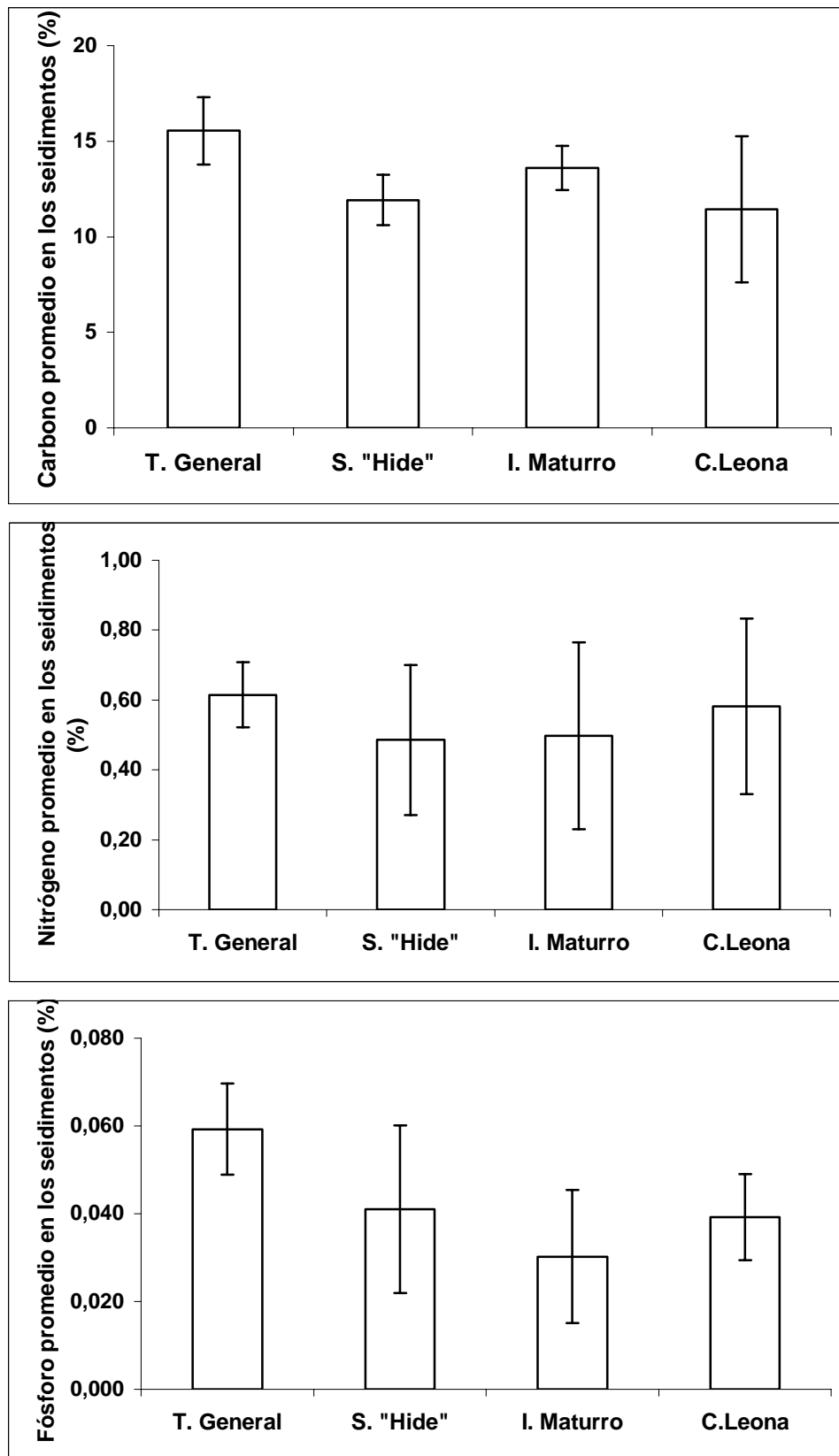


Figura 25. Promedios y desviaciones típicas de los contenidos en carbono, nitrógeno y fósforo en los sedimentos de las zonas de estudio.

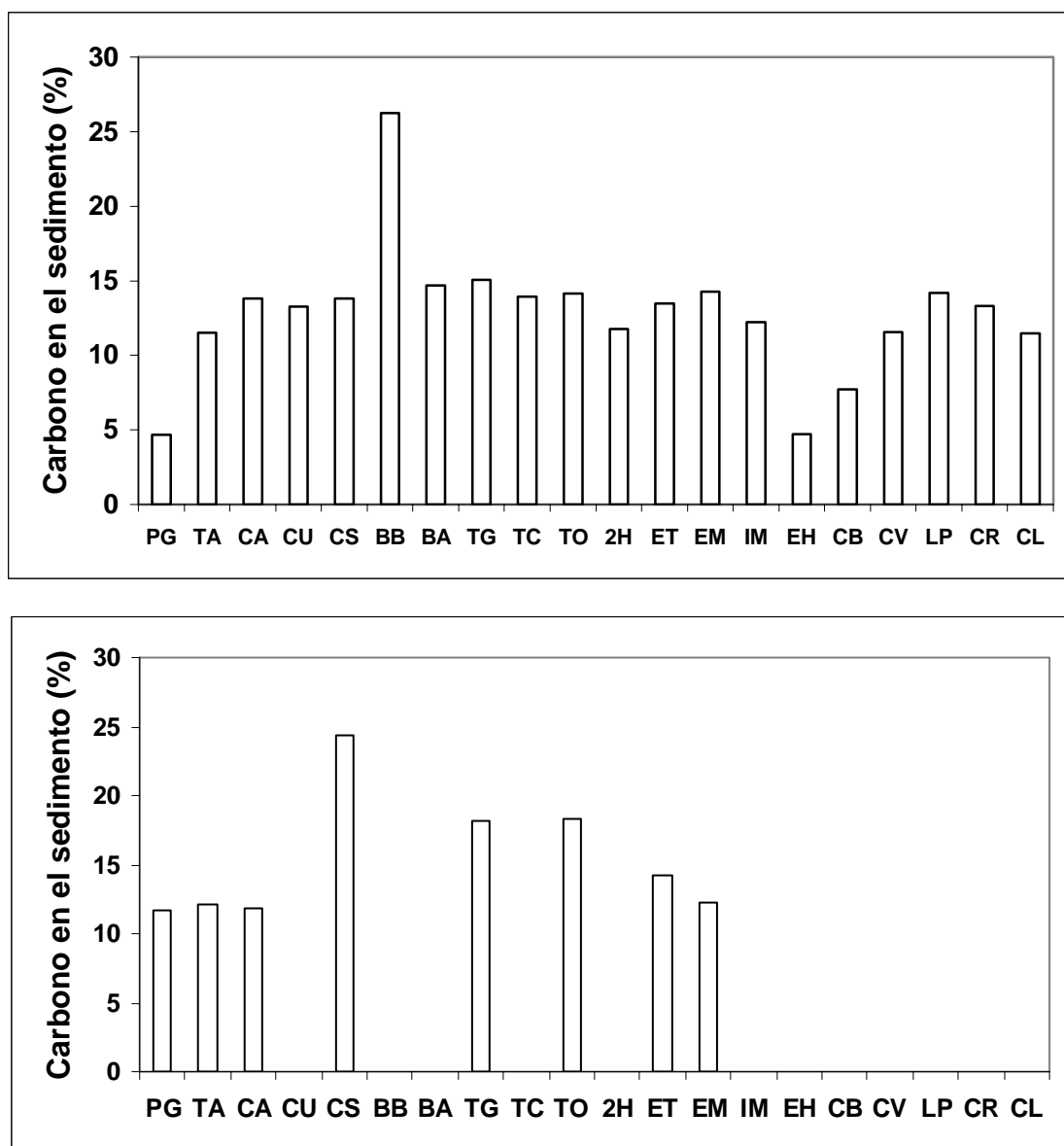


Figura 26. Concentración de carbono en los sedimentos del Parque Nacional en los veranos de 2001 (figura superior) y 2002 (figura inferior). PG: Patagallina, TA: Tabla de Algeciras, CA: Casablanca, CU: Puesto del Cura, CS: Cortafuegos Sevillana, BB: Barrancos de Barberías, BA: Cortafuegos de Bauti, TG: Tabla del General, TC: Tabla de la Cuadra, TO: Cortafuego de la Torre del Observatorio, 2H: Segundo "Hide", ET: El Tablazo, EM: Embarcadero, IM: Isla del Maturro, EH: El Hito, CB: Casillas de Benito, CV: Canal Viejo del Guadiana, LP: Los Pesebres, CR: Casillas de Ricardo, CL: Cachón de la Leona.

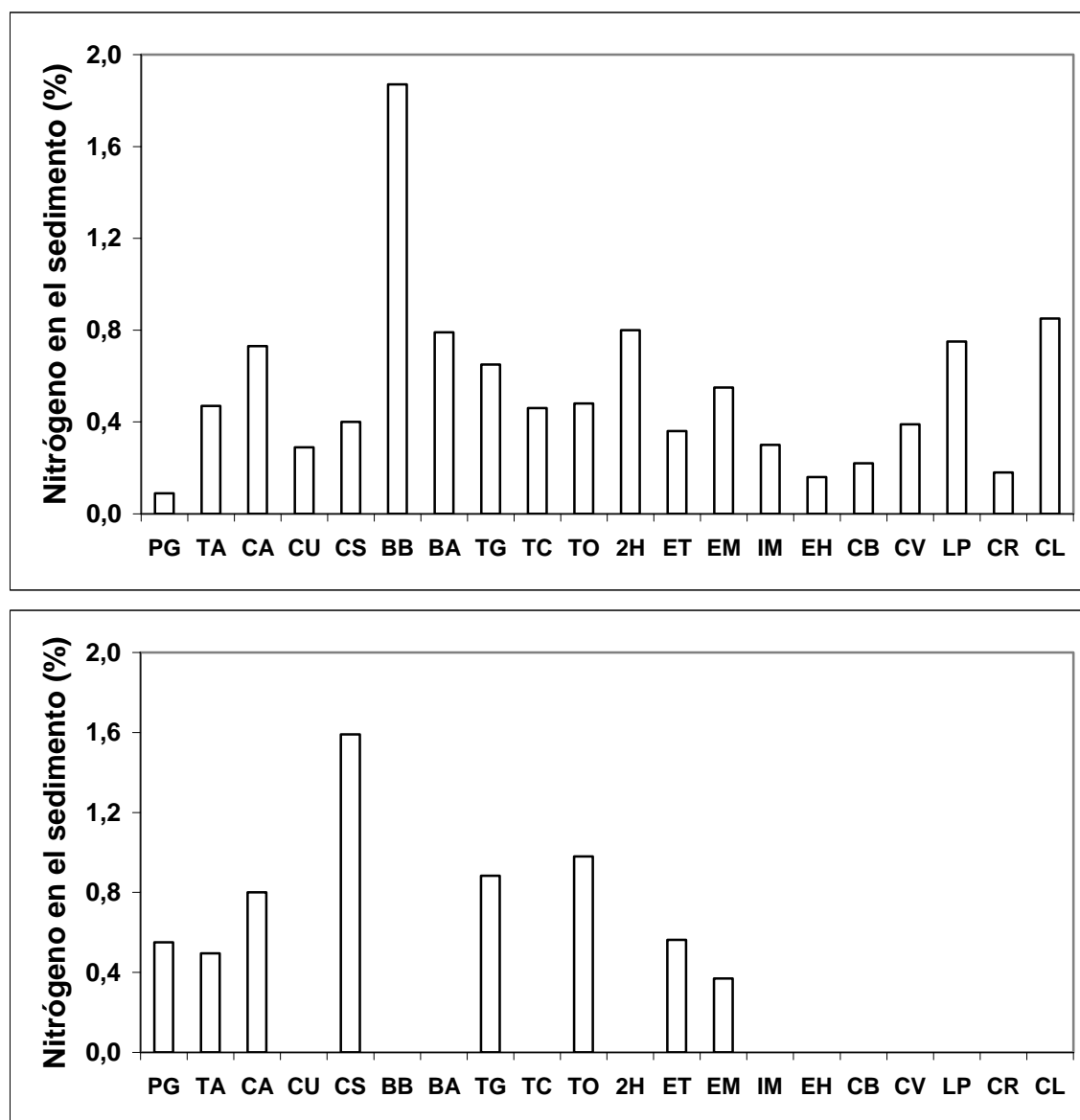


Figura 27. Concentración de nitrógeno en los sedimentos del Parque Nacional en los veranos de 2001 (figura superior) y 2002 (figura inferior). PG: Patagallina, TA: Tabla de Algeciras, CA: Casablanca, CU: Puesto del Cura, CS: Cortafuegos Sevillana, BB: Barrancos de Barberías, BA: Cortafuegos de Bauti, TG: Tabla del General, TC: Tabla de la Cuadra, TO: Cortafuego de la Torre del Observatorio, 2H: Segundo "Hide", ET: El Tablazo, EM: Embarcadero, IM: Isla del Maturro, EH: El Hito, CB: Casillas de Benito, CV: Canal Viejo del Guadiana, LP: Los Pesebres, CR: Casillas de Ricardo, CL: Cachón de la Leona.

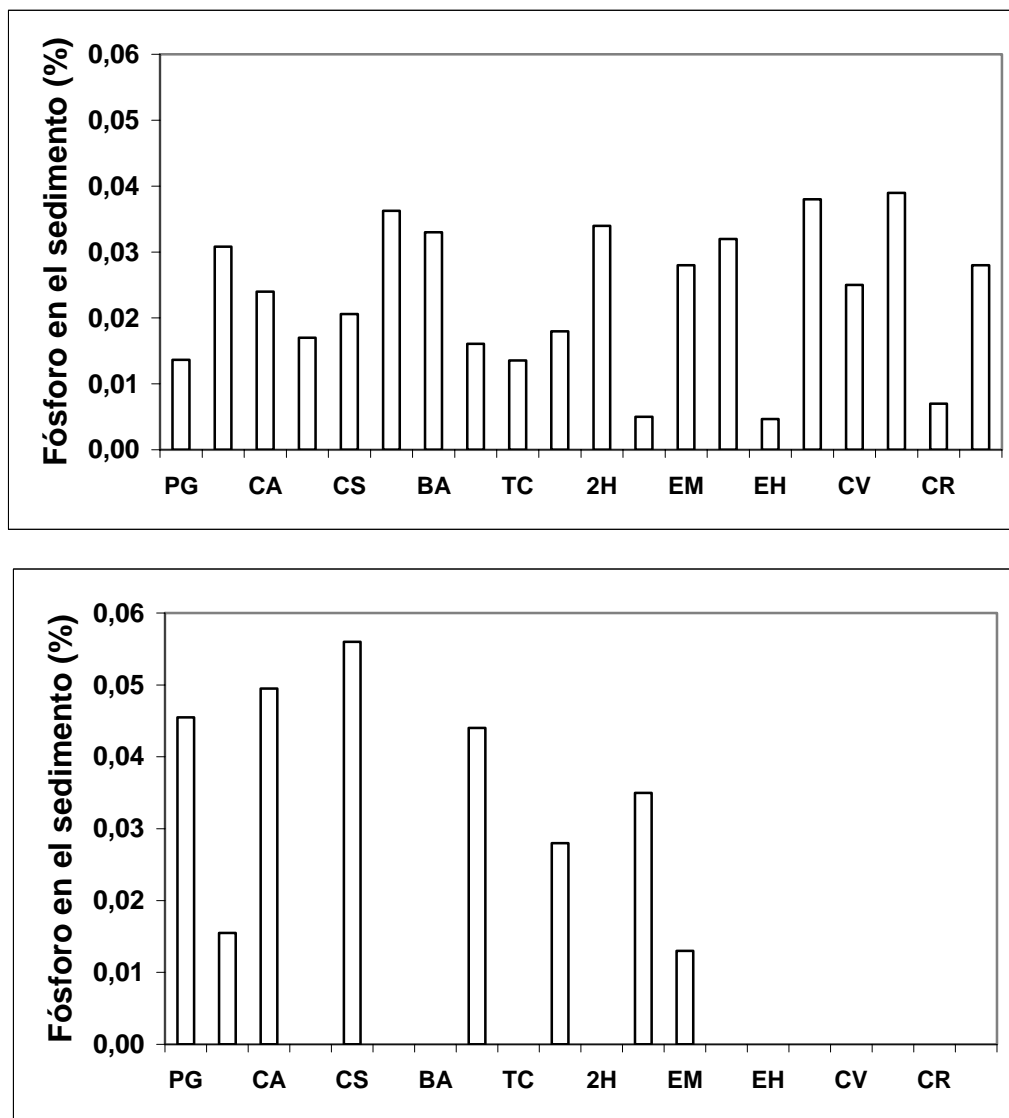


Figura 28. Concentración de fósforo en los sedimentos del Parque Nacional en los veranos de 2001 (figura superior) y 2002 (figura inferior). PG: Patagallina, TA: Tabla de Algeciras, CA: Casablanca, CU: Puesto del Cura, CS: Cortafuegos Sevillana, BB: Barrancos de Barberías, BA: Cortafuegos de Bauti, TG: Tabla del General, TC: Tabla de la Cuadra, TO: Cortafuego de la Torre del Observatorio, 2H: Segundo "Hide", ET: El Tablazo, EM: Embarcadero, IM: Isla del Maturro, EH: El Hito, CB: Casillas de Benito, CV: Canal Viejo del Guadiana, LP: Los Pesebres, CR: Casillas de Ricardo, CL: Cachón de la Leona.

Las concentraciones de nutrientes en el sedimento de otros humedales donde predomina la fracción orgánica resultan, lógicamente, muy variadas. En su revisión, Johnston (1991) da unos rangos de 0,2-3% para el nitrógeno y 0,0003-0,13% para el fósforo. Centrándonos en los humedales que comparten vegetación similar con Las Tablas, para los Everglades de Florida, Davis (1994) indica que el fósforo oscila entre el 0,04 y el 0,14%; en los Norfolk Broads ingleses el rango es también de un orden de magnitud, pero los valores son inferiores (0,005-0,038% de fósforo; Boorman & Fuller, 1981). En los humedales hipertróficos de Point Pelee (Ontario, Canadá), la concentración de carbono en los sedimentos asciende a 23-54% del peso seco sedimentario, mientras que la de fósforo oscila entre 0,028 y 0,046% (Mayer *et al.*, 1999). En los estanques de piscicultura de la República Checa, se tienen 18,30% de carbono, 1,70% de nitrógeno y 0,02% de fósforo en los fondos (Kykyjová & Kvet, 1978). Obsérvese, por tanto, que el contenido de fósforo en los sedimentos de Las Tablas se encuentra cerca de las cifras canadienses, lo cual atestigua de nuevo el carácter hipertrófico del humedal, comparado con los Everglades de Florida, ambiente subtropical con vegetación helofítica de *Typha* y *Cladium* similar a la de Las Tablas. Sin embargo, en cuanto al nitrógeno, los suelos de Las Tablas tienen la mitad que los checos dedicados al cultivo de peces.

IV.2. ESCALA INDIVIDUAL

IV.2.a. Fenología

En el invernadero los tallos del carrizo crecen más deprisa al salir de la tierra que cuando están ya más desarrollados (Fig. 29). En seis meses alcanza los 60 cm de altura.

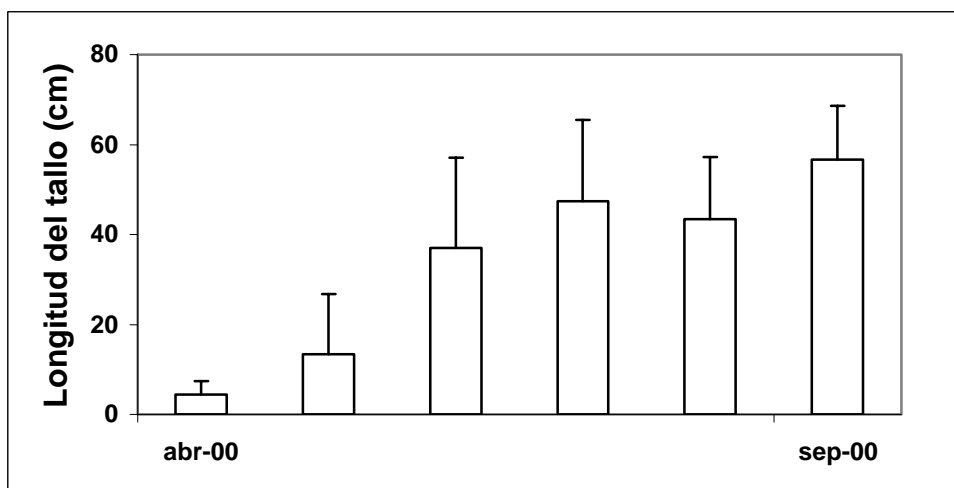


Figura 29. Evolución del tamaño del carrizo en el invernadero. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

Algo análogo sucede con el número de hojas por planta, pues aumenta más deprisa al comienzo del crecimiento del tallo (Fig. 30), pudiendo oscilar entre 2 y 25. La cantidad de hojas por unidad de longitud de planta, que podría considerarse como un indicador de área foliar, sin embargo, no varía excesivamente durante la ontogenia, pues se mantiene en unas 0,30-0,57 hojas cm^{-1} .

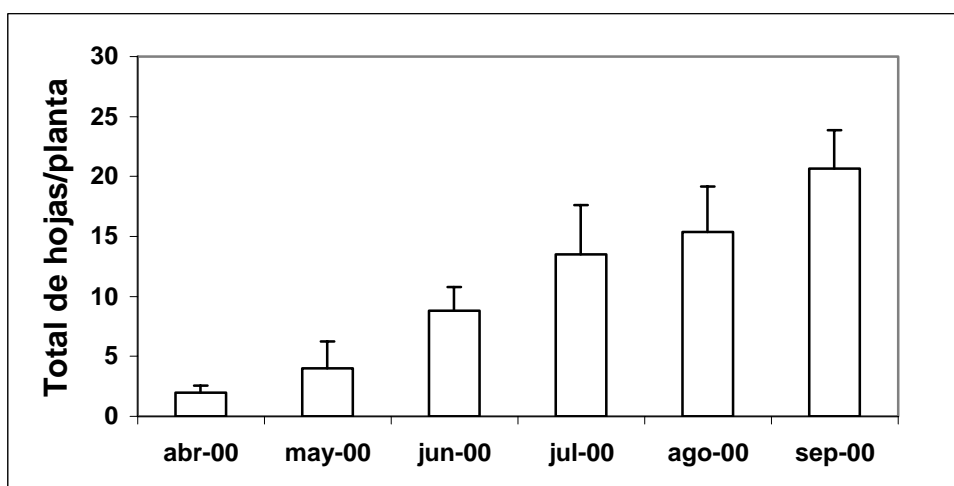


Figura 30. Evolución del número total de hojas por planta de carrizo en el invernadero. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

La relación entre hojas totales por planta y hojas verdes parece también relativamente constante a lo largo de la vida de la planta (Figs. 30-31), pues oscila en la proporción de 1-1,6:1.

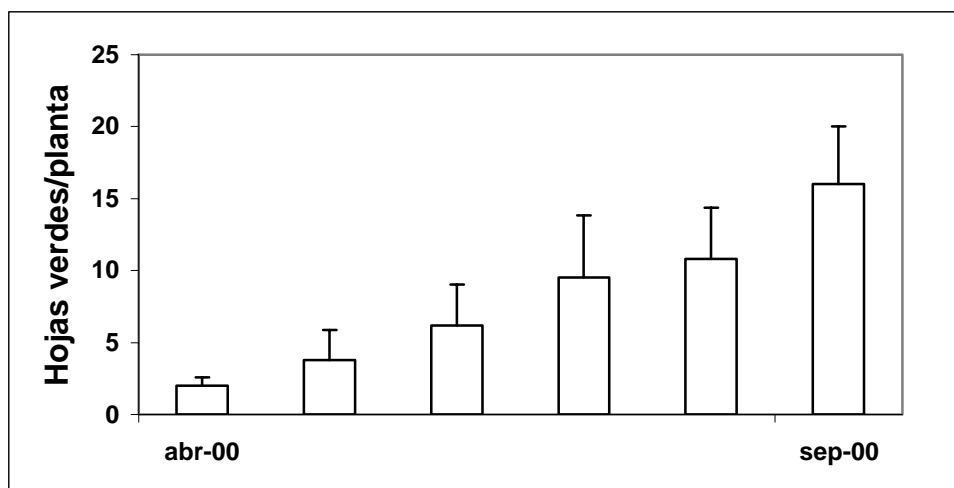


Figura 31. Evolución del número de hojas verdes por planta de carrizo en el invernadero. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

Ya en el campo, el crecimiento del tallo sigue una pauta análoga a la del invernadero: mayor velocidad de crecimiento al principio y estabilización estival (Fig. 32). El carrizo dejó de crecer en agosto, alcanzando tamaños superiores a los 2,5 metros de altura en los lugares más favorables del humedal. Estos tamaños no son los mayores que puede alcanzar la especie, pues en el delta del Danubio puede llegar a los cinco metros de altura (Rolletschek *et al.*, 1999) y los individuos jóvenes, medidos allí en el mes de mayo, ya presentan cifras similares a los máximos observados para Las Tablas de Daimiel. De todos modos, el hábitat del Danubio parece especialmente favorable para esta especie y las formas octaploides presentes allí pueden superar los 6 metros de altura (Rodewald-Rudescu, 1974). En otras zonas del mundo, las alturas que alcanzan los tallos son mucho más comparables a las observadas por mí. Estoy refiriéndome al lago Takern, en Suecia (Graneli, 1989), a los lagos de Estonia (Ksenofontova, 1988) o a los estanques de piscicultura en la República Checa (Dykyjová & Kvet, 1978).

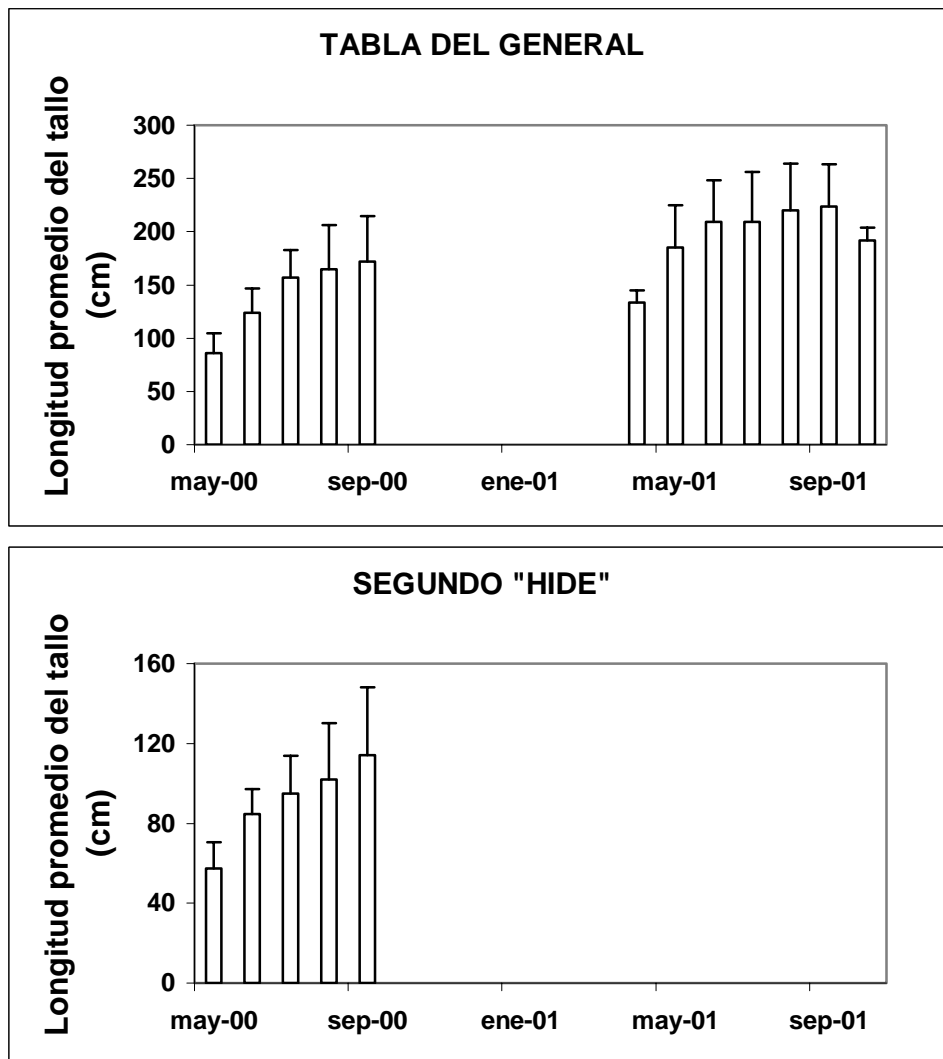
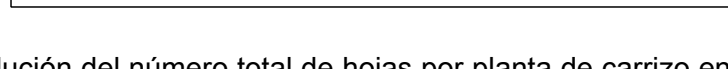
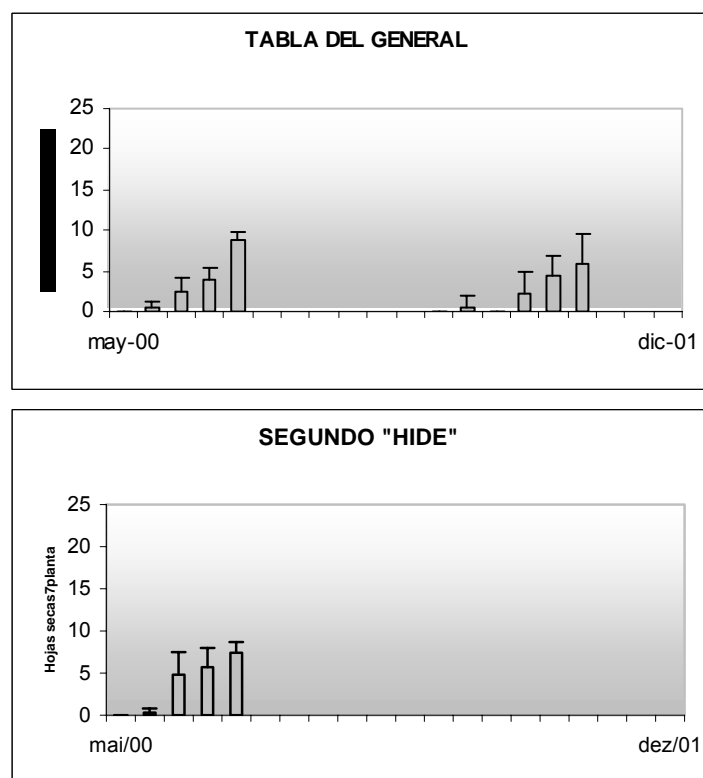
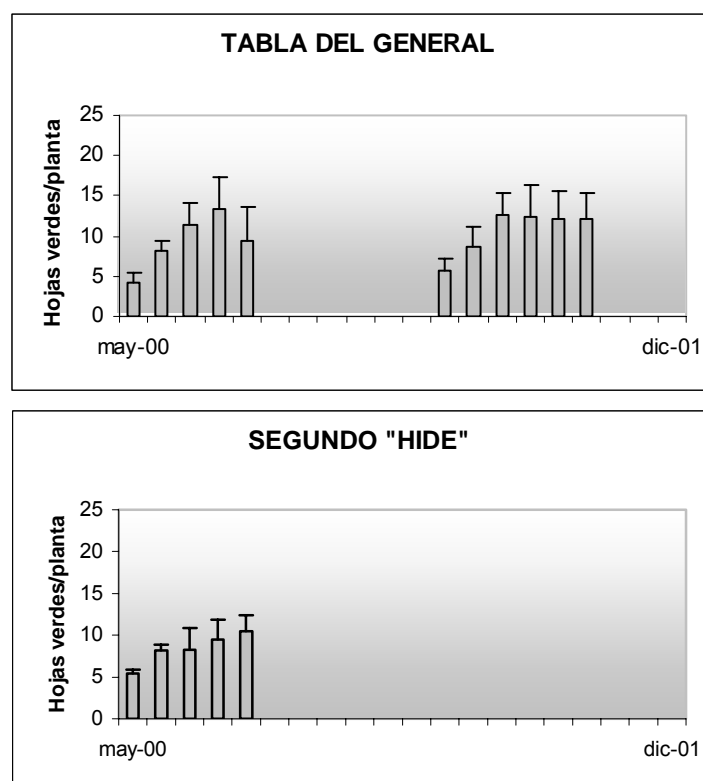


Figura 32. Longitud promedio del tallo del carrizo en las dos zonas de muestreo. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

El número de hojas por planta de carrizo parece constante entre años, como atestigua la gráfica de la Tabla del General (Fig. 33). El número de hojas por planta en invernadero y campo es similar (hasta unas 25), aunque las plantas de campo alcanzan alturas superiores, lo cual indica que la cantidad de hojas por unidad de longitud de planta en el campo es inferior a la del invernadero, es decir, el indicador de área foliar se reduce en el campo. El número de hojas observado en Las Tablas es más elevado que el registrado por otros autores en las zonas templadas del mundo para la misma variedad de *Phragmites*. Así, Ksenofontova (1988) refiere promedios inferiores a las 16 hojas por planta para





Para el carrizo, el crecimiento de tallos rastreros, o estolones, es muy variable interanualmente, pudiendo superar los 8 metros de longitud (Fig. 36). Haslam (1972), en su estudio de la especie en las Islas Británicas, indica que pueden alcanzar los 10 metros de longitud, pero se han citado estolones de 30 metros para la var. *stolonifera* (Rodewald-Rudescu, 1974). Al igual que los tallos aéreos, crecen muy rápidamente al principio, pero luego, a partir de septiembre, su crecimiento se hace mucho más lento.

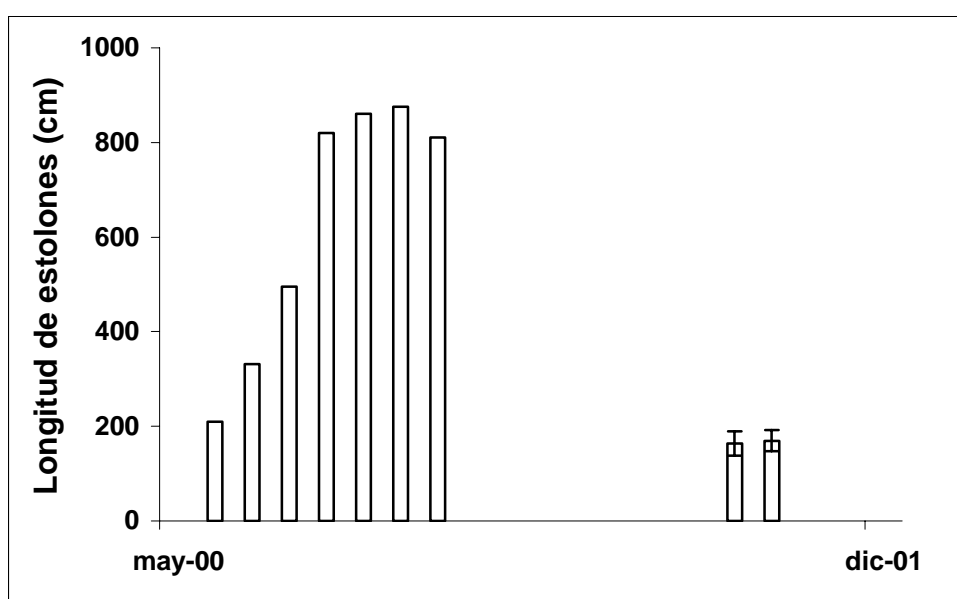


Figura 36. Evolución del tamaño de los estolones del carrizo en la Tabla del General. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

En cuanto a las inflorescencias, las primeras aparecen a finales de junio, alcanzando un tamaño de $17,13 \pm 4,6$ cm y un peso de $0,97 \pm 0,86$ g; duran en las plantas, al menos, hasta noviembre. Estas cifras entran dentro del rango de valores hallados por Björk (1967) en los lagos suecos meridionales y en los daneses. El número de inflorescencias por unidad de superficie fue muy inferior en 2001 respecto al año 2000 en la estación donde se registró (Fig. 37).

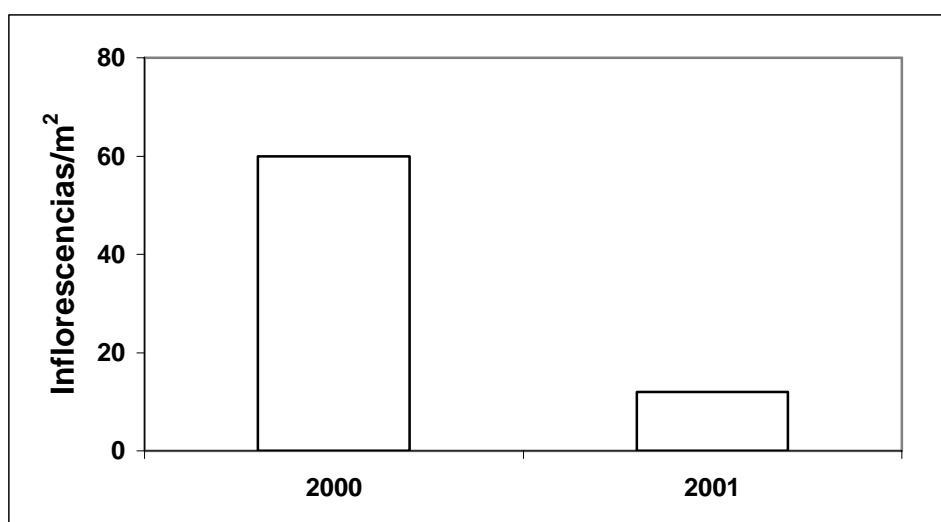


Figura 37. Inflorescencias por unidad de superficie en el carrizo en la Tabla del General.

Aunque no se ha realizado ningún análisis citológico con el carrizo de Las Tablas, vale la pena señalar aquí que las características biométricas de la planta se han relacionado con la ploidía (Pauca-Comanescu *et al.*, 1999), por lo que valdría la pena explorar este aspecto en Las Tablas.

Pasando ya a la fenología de *Cladium*, se debe tener en cuenta que, a diferencia del carrizo y la enea, su parte aérea no es anual y que está creciendo continuamente. En el invernadero, tras una fase inicial de crecimiento limitado, experimenta una tasa rápida de aumento de la longitud que luego se hace más lenta hasta la primavera siguiente, cuando la elongación vuelve a dispararse (Fig. 38). Durante dos periodos vegetativos en el invernadero, la planta puede superar el metro y medio de altura.

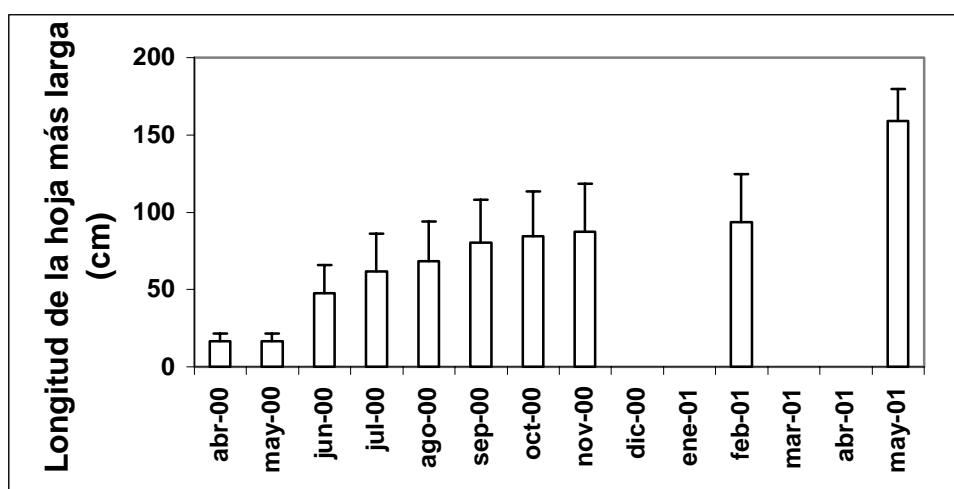


Figura 38. Tamaño de la masiega en el invernadero, medida por la hoja más larga, a lo largo del tiempo. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

El número de hojas por planta, sin embargo, se desarrolla con desfase respecto al crecimiento en longitud, pues no es hasta bien entrado el verano cuando la planta aumenta considerablemente el número de hojas, duplicándose en el transcurso del verano (Fig. 39). Después de un año de crecimiento el número de hojas por planta puede superar las 20.

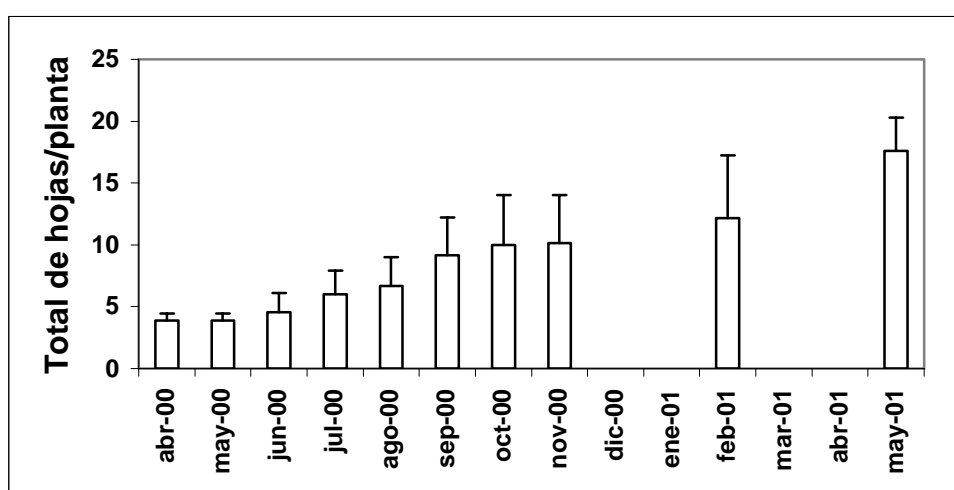


Figura 39. Número total de hojas por planta de masiega en el invernadero durante su crecimiento. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

La relación hojas verdes:hojas secas está en la proporción $2,74 \pm 1,70$ y, aunque variable, se modifica poco con la ontogenia (Figs. 39-40). En el invernadero, las plantas no llegaron a florecer.

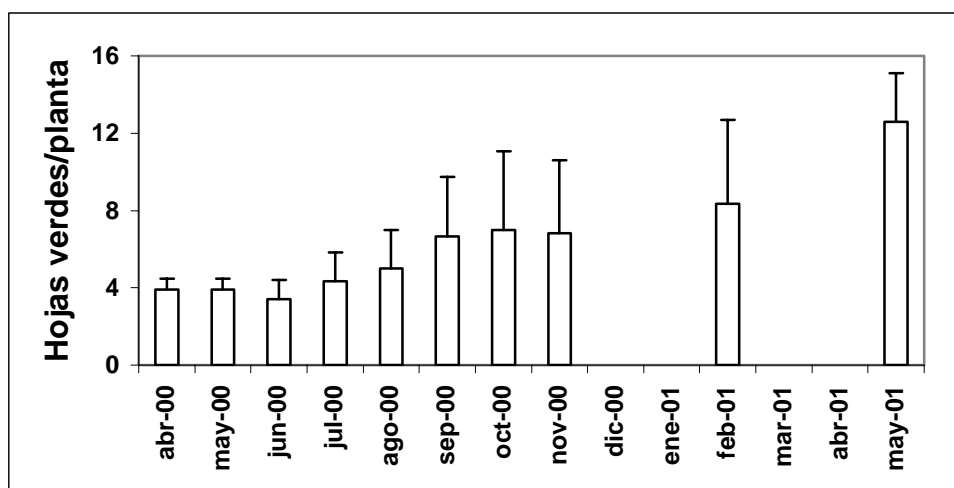


Figura 40. Evolución del número de hojas verdes por planta de masiega en el invernadero. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

En el campo hay gran variabilidad en el tamaño de la planta para las poblaciones de masiega. Esa variabilidad es interanual para una misma localidad y espacial para lugares distintos en el mismo año (Fig. 41). Las diferencias en uno y otro caso son estadísticamente significativas ("test" de la "t" de Student, $p < 0,05$). En los lugares muestreados, y al cabo del segundo año de estudio las plantas no superaron el metro y medio de longitud. De todos modos, en zonas de más difícil acceso del humedal, que pertenecen a las manchas más grandes y de mayor duración, las plantas pueden alcanzar los tres metros de longitud (Cirujano, comunicación personal). Conway (1938) menciona hojas de hasta 300 de longitud y Devillez & Iserentant (1981) refieren rangos de 70-250 cm en las poblaciones de Holanda y Dinamarca. La masiega americana, *C. jamaicense*, en el campo alcanza los 200 cm. (Miao & Sklar, 1998).

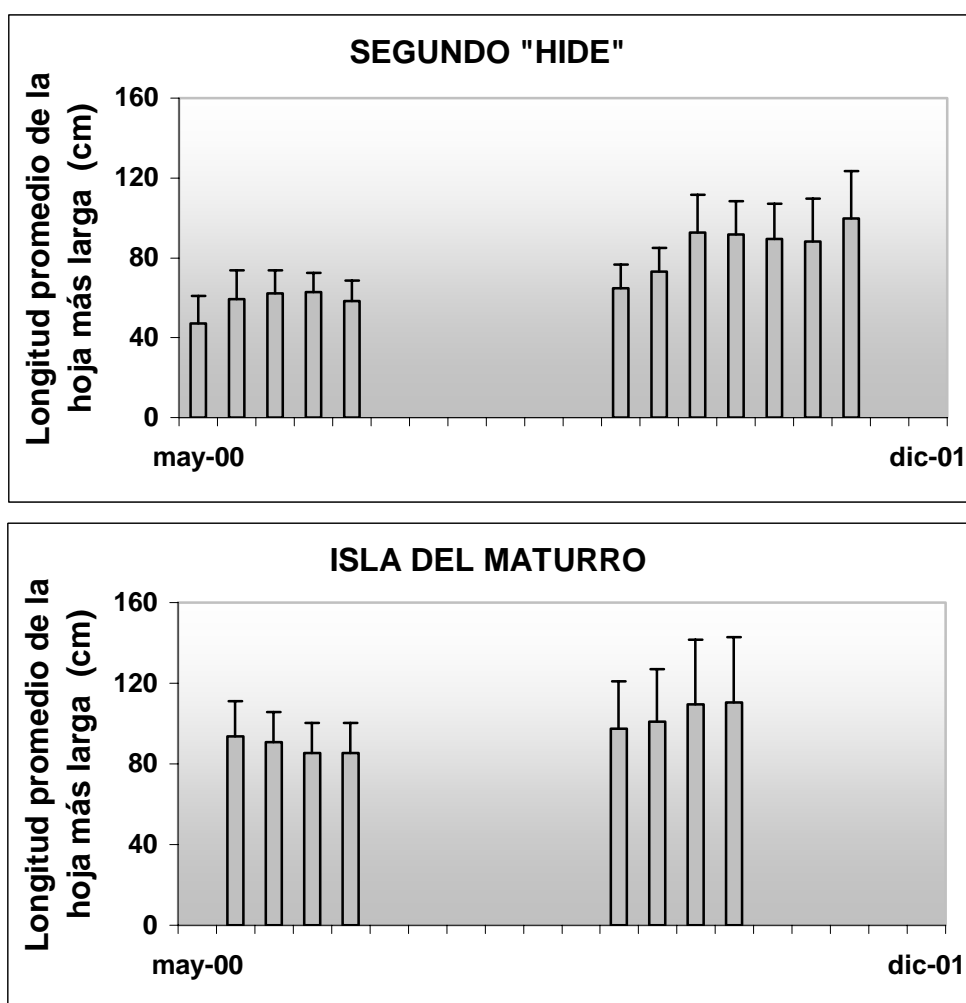


Figura 41. Longitud promedio de la hoja más larga de la masiega en las dos localidades de muestreo. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

Similar variabilidad que para el tamaño de las plantas, se observa también en el número de hojas por planta, tanto las totales (Fig. 42) como las verdes (Fig. 43), pues las totales pueden oscilar entre 10 y 17 por planta.

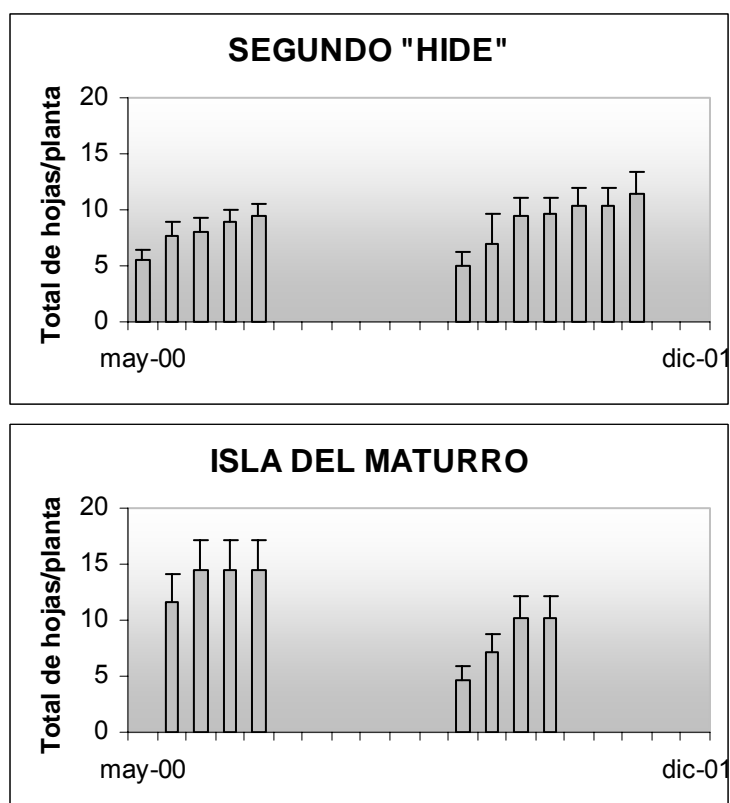


Figura 42. Evolución del número total de hojas por planta de masiega en los dos lugares de muestreo. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

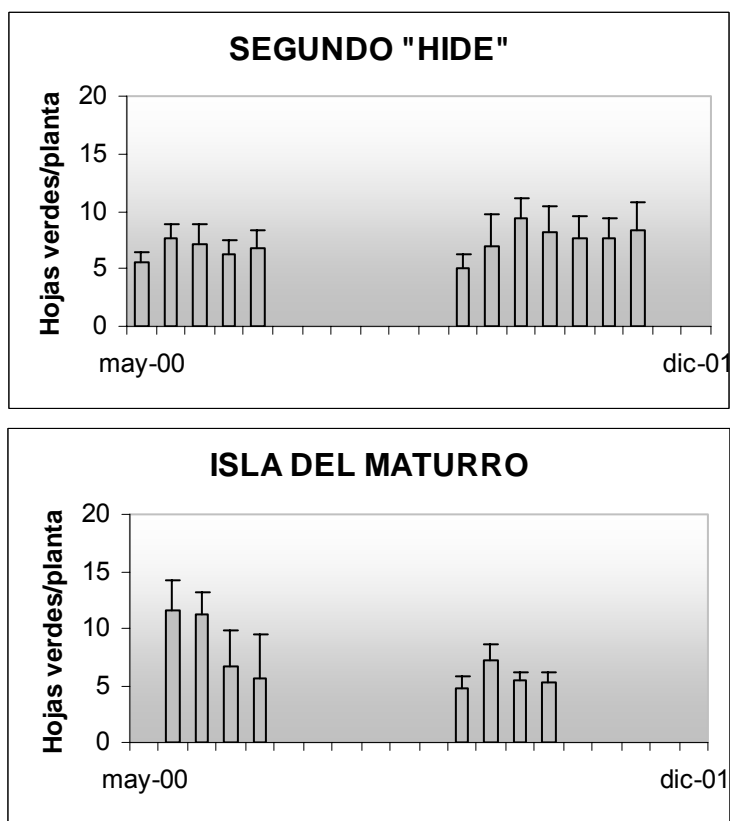


Figura 43. Evolución del número de hojas verdes por planta de masiega en los dos lugares de muestreo. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

El número de hojas por planta que se secan es igualmente variable, entre localidades y entre años (Fig. 44).

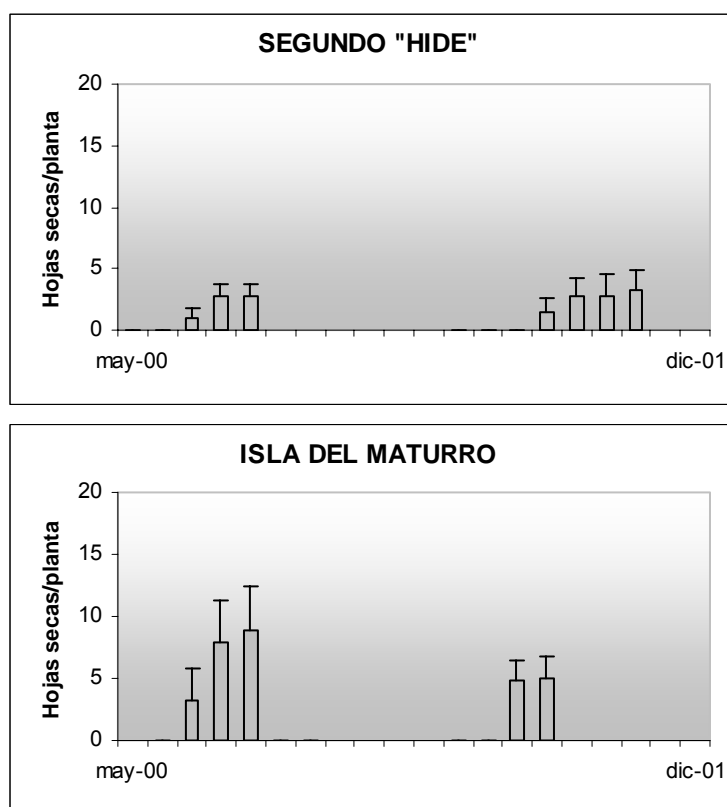


Figura 44. Evolución del número de hojas secas por planta de masiega en los dos lugares de muestreo. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

Las inflorescencias aparecieron en abril, alcanzando un peso seco de $3,37 \pm 1,72$ g para el total de los aquenios formados. Devillez & Iserentant (1981) dan un rango de 0,71-0,80 g para los aquenios de las plantas de masiega de Holanda, Dinamarca y sur de Suecia y Noruega. Las primeras inflorescencias de cada año en Las Tablas aparecen en junio y su existencia se prolonga hasta bien entrado el año siguiente. En la Isla del Maturro aparecieron más inflorescencias por unidad de superficie en 2001 que en 2000 (Fig. 45).

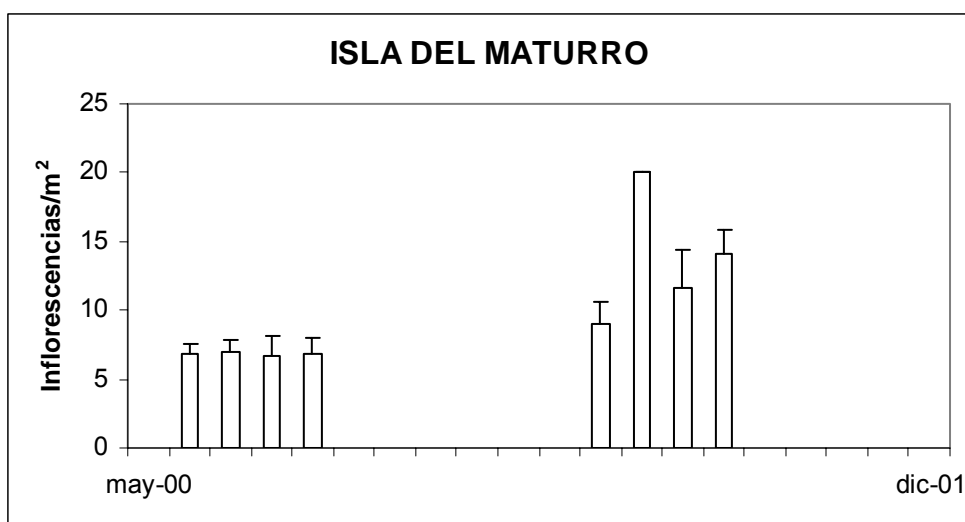


Figura 45. Inflorescencias por unidad de superficie en la masiega. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

En el invernadero, la enea creció paulatinamente (Fig. 46), hasta alcanzar una altura superior a 2 metros en tres meses. La relación hojas verdes:hojas secas ascendió en promedio a $1,78 \pm 1,59$. En el invernadero, la planta no produjo flores.

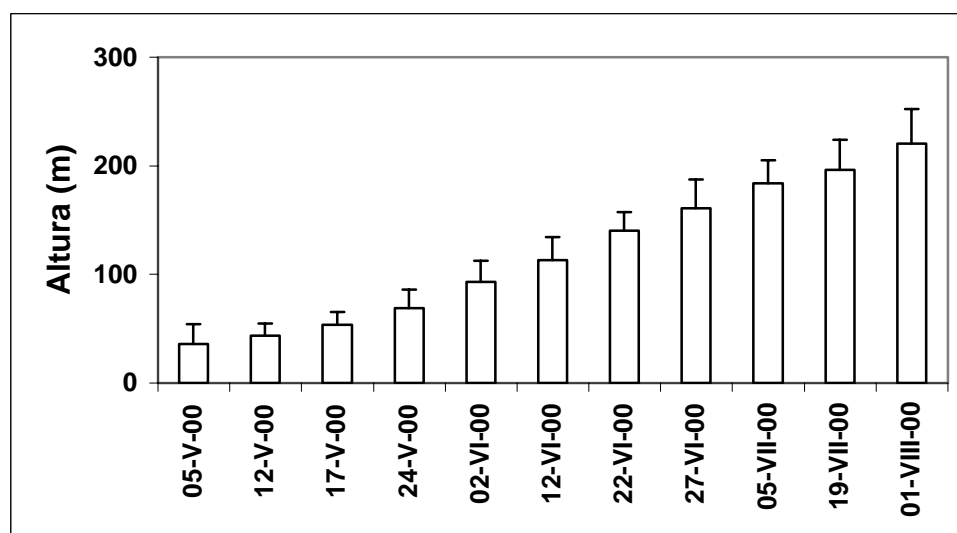


Figura 46. Altura promedio de la enea en el invernadero a lo largo del tiempo. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

También muy variable espacial y temporalmente resultó la longitud de las hojas de la enea (Fig. 47), pues en ambas localidades se tuvieron individuos mayores en 2001 que en 2000. En este año el tamaño máximo se alcanzó antes que en 2001, quizá porque en ese segundo año el hidroperiodo fue más largo y la planta pudo estar creciendo durante más tiempo, aunque empezara más tarde a hacerlo. El tamaño promedio de la enea ascendió a 226 ± 42 cm. La enea dejó de crecer a finales de agosto.

La altura de las plantas en otros ecosistemas es igualmente variable: 82-218 cm en Fayetteville (Arkansas; Grace, 1985), 55-100 cm en los Everglades de Florida (Miao & Sklar, 1998).

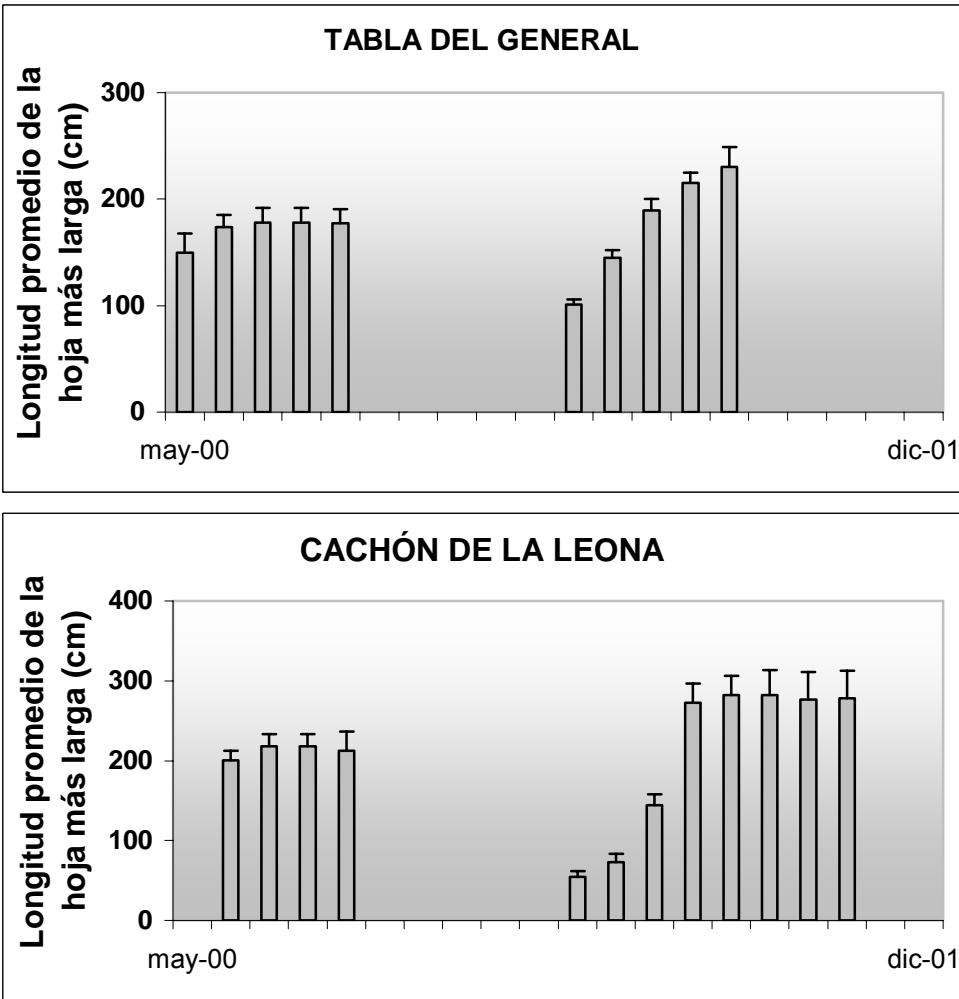


Figura 47. Longitud promedio de la hoja más larga de la enea en las dos localidades de muestreo. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

El número total de hojas, sin embargo, fue superior en 2000 que en 2001 (Fig. 48), con un promedio de la relación entre hojas verdes y hojas secas de $2,63 \pm 2,63$ (Figs. 49-50).

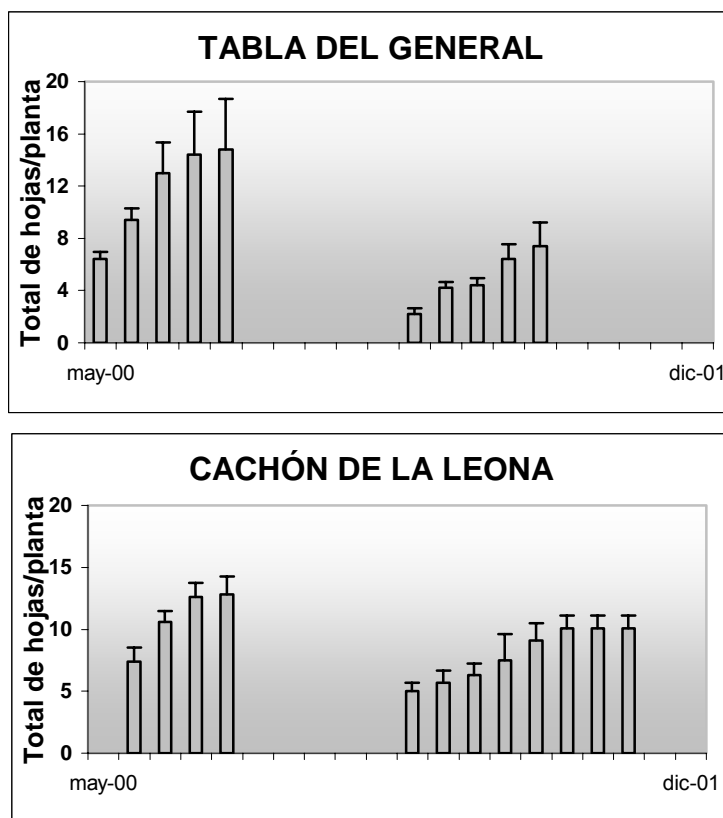


Figura 48. Evolución del número total de hojas por planta de enea en los dos lugares de muestreo. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

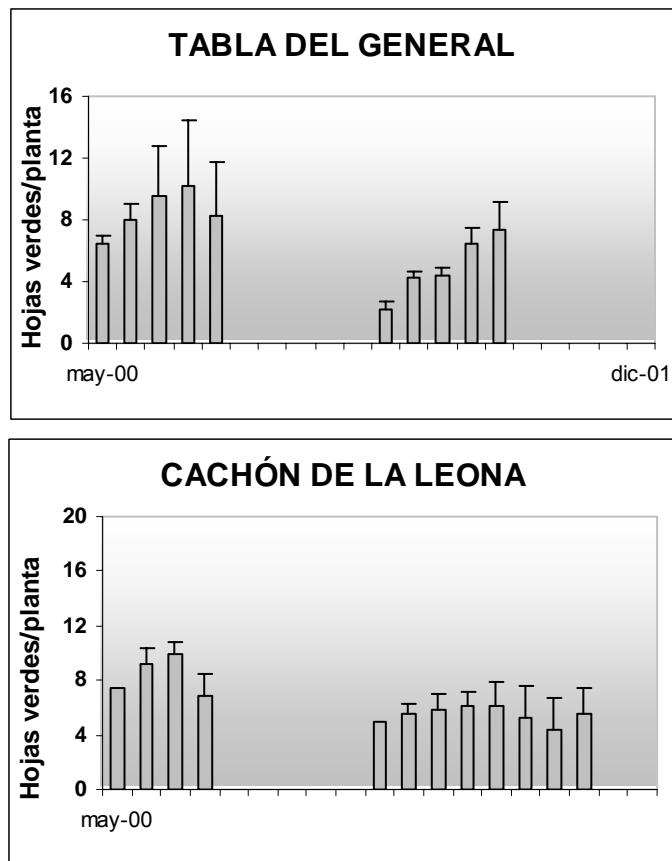


Figura 49. Evolución del número de hojas verdes por planta de enea en los dos lugares de muestreo. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

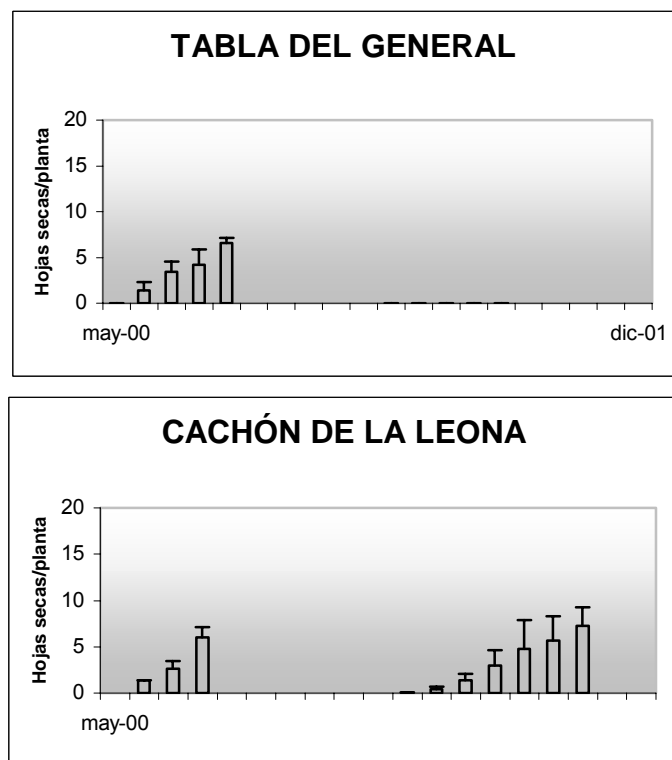


Figura 50. Evolución del número de hojas secas por planta de enea en los dos lugares de muestreo. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

Las inflorescencias o espádices aparecieron en junio y su existencia se prolongó hasta el año siguiente, con un tamaño de 34 ± 15 cm. De todos modos, hubo más inflorescencias por unidad de superficie, unas 25 por metro cuadrado, a comienzos del verano (Fig. 51).

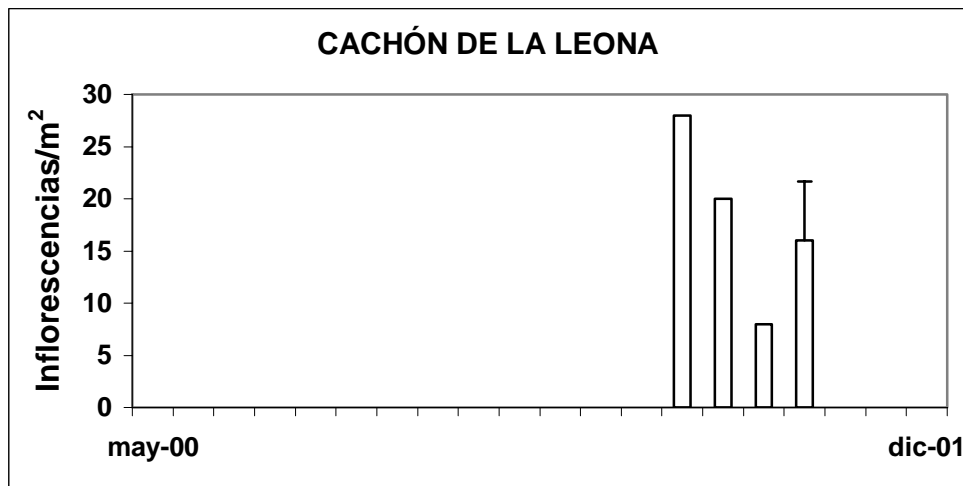


Figura 51. Inflorescencias por unidad de superficie en la enea. La barra vertical es la desviación típica.

IV.2.b. Crecimiento en invernadero y campo

Como ya se ha señalado en el Apartado anterior, el crecimiento de los tallos de carrizo es más veloz al principio de su desarrollo anual, para disminuir considerablemente más tarde (Fig. 52). Así las tasas de crecimiento de los tallos van de más a menos a lo largo del ciclo anual del tallo, de $0,0471 \pm 0,0122$ a $0,0036 \pm 0,0046$ día⁻¹.

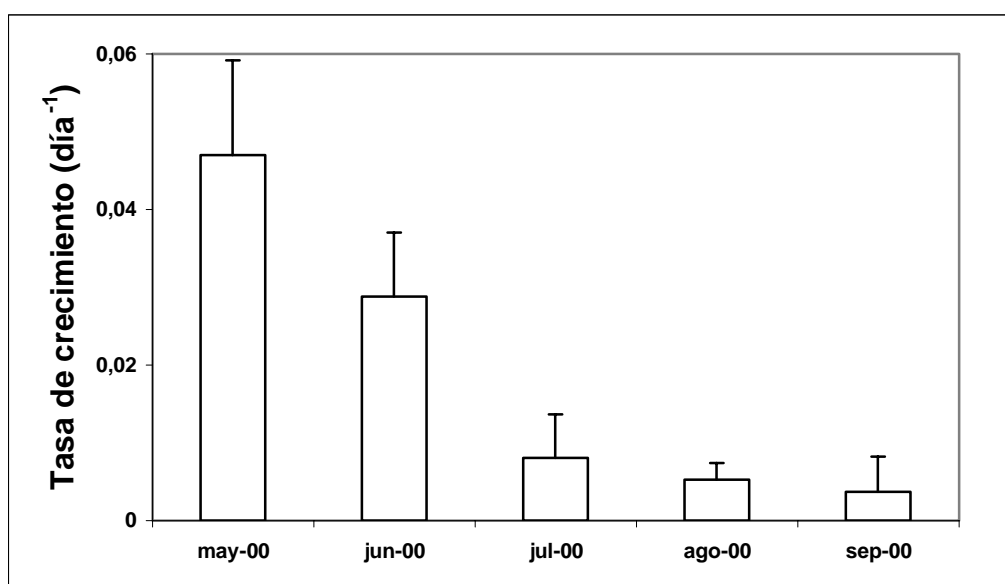


Figura 52. Tasa de crecimiento del tallo de carrizo en el invernadero. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

En la Tabla del General y en el Segundo "Hide" el crecimiento fue análogo en 2000 y algo menor en 2001 (Fig. 53). La tasa de crecimiento tiene un rango de 0,001-0,019 día⁻¹. En promedio, la tasa de crecimiento del tallo en campo es una tercera parte de la del invernadero, si bien la variabilidad del crecimiento en el invernadero resulte superior ($0,007 \pm 0,004$ y $0,018 \pm 0,019$ día⁻¹, respectivamente) y el crecimiento del tallo, menor porque los rizomas se sembraron cuando la primavera ya estaba muy avanzada. En invernadero, Romero *et al.* (1999), para plantas procedentes de un gradiente latitudinal europeo (desde España a Dinamarca), mencionan tasas de 0,02-0,04 día⁻¹. Los datos de Ho (1980), para el periodo mayor de crecimiento de la planta en los lagos escoceses, sugieren tasas más altas: 0,005-0,06 día⁻¹. Finalmente, en la antigua Checoslovaquia los rangos eran más amplios 0,005-0,140 día⁻¹ (Dykyjová & Kvet, 1978).

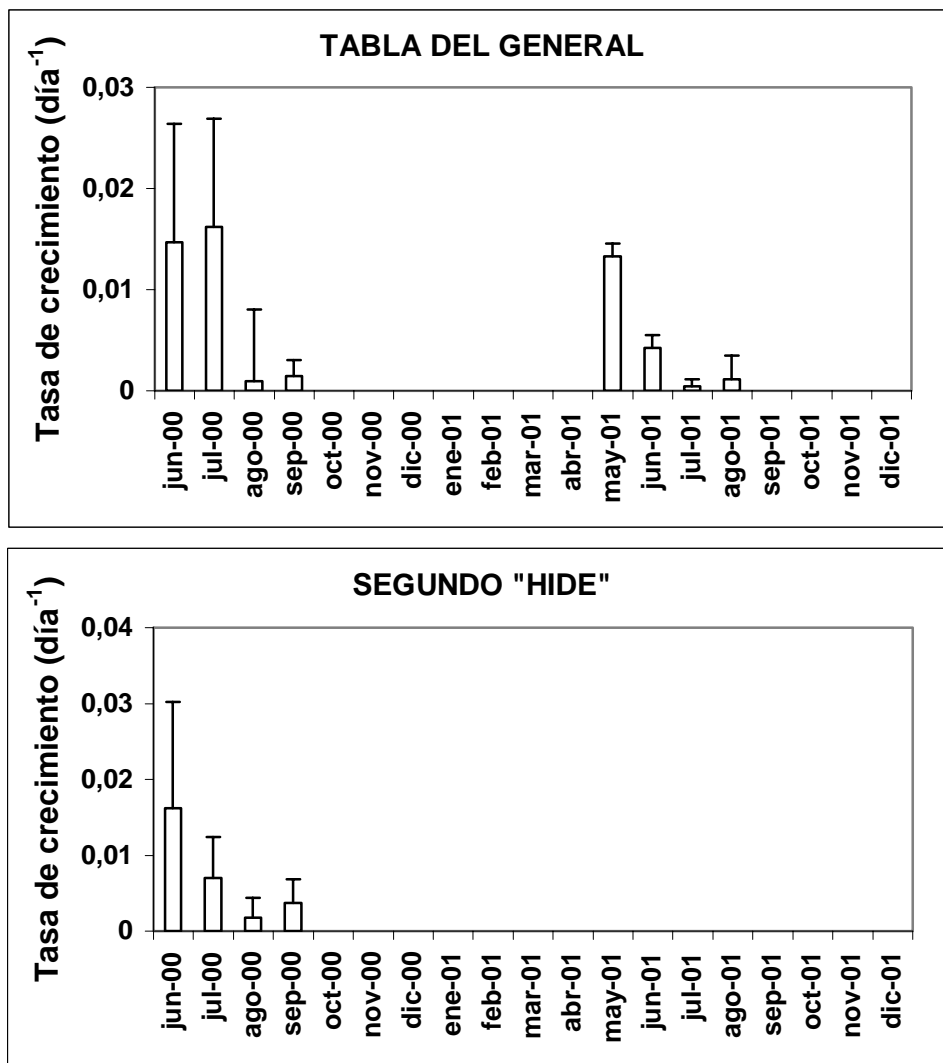


Figura 53. Tasas de crecimiento de los tallos de carrizo en las dos zonas de estudio. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

Los estolones crecieron más rápidamente en 2000 (Fig. 54), quizá porque hubiera menos inundación ese año. Se carece de datos de tasas de crecimiento de estolones en otros lugares del mundo.

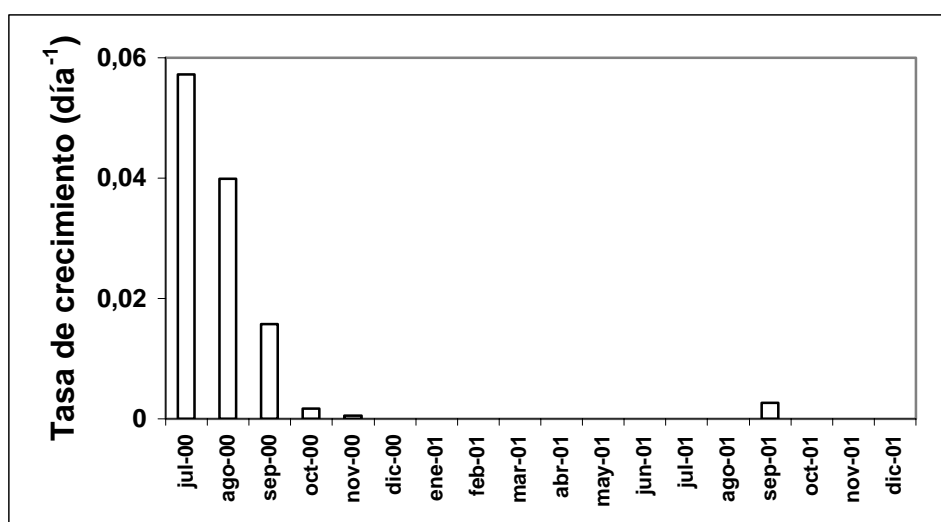


Figura 54. Tasa de crecimiento de los estolones de carrizo en la Tabla del General.

La tasa de crecimiento del carrizo en el campo muestra una tendencia inversa estadísticamente significativa, aunque no muy alta, a depender de la altura de la planta (Fig. 55), es decir, las plantas de menor tamaño parecen crecer más rápidamente, lo cual resulta esperable, si bien la varianza explicada indique que hay otros factores desconocidos que son más importantes para explicar la variabilidad de las tasas de crecimiento. Según Haslam (1969c), de la anchura del brote dependen la altura final que alcanza el tallo y la tasa de crecimiento del mismo; así que cabe sospechar que lo mismo sucederá en Las Tablas, pero no se ha medido esa dimensión; dada la reconocida relación alométrica entre el diámetro del brote y la altura del tallo (Ksenofontova, 1988), la correlación encontrada aquí no es de extrañar. Lo que sí constatamos es que, en sintonía con lo descrito por Haslam (1969c), las tasas de crecimiento son mayores al comienzo de la estación vegetativa. Es, por tanto, en esa época cuando hay que realizar un seguimiento más frecuente del crecimiento del carrizo.

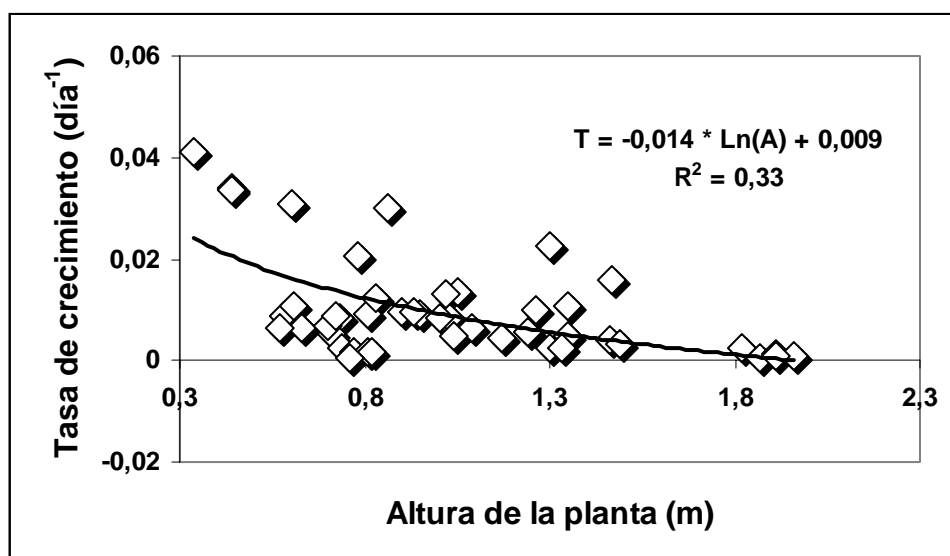


Figura 55. Tasa de crecimiento del carrizo en relación con la altura de la planta en Las Tablas.

En oposición a las otras dos especies, la tasa de crecimiento primaveral de la masiega en el invernadero asciende a $0,005 \pm 0,003$ día⁻¹, lo cual se contrapone a la más alta del verano ($0,007 \pm 0,006$ día⁻¹) (Fig. 56).

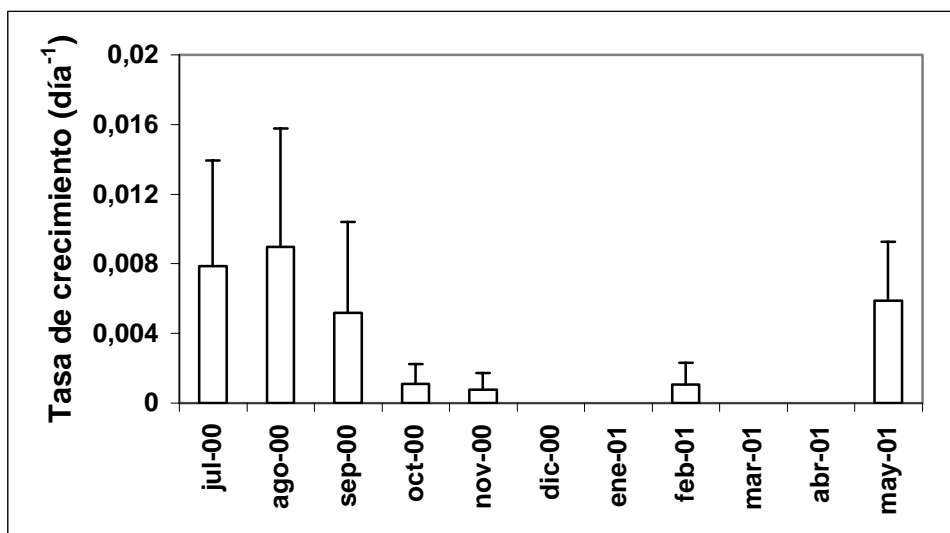


Figura 56. Tasa de crecimiento de la masiega en el invernadero. Las barras son las desviaciones típicas.

El crecimiento de la masiega en el Segundo "Hide" fue más veloz que en la Isla del Maturro (Fig. 57), quizá debido a la falta de renovación del agua en el último lugar, lo cual lleva asociado aumentos de salinidad y reducción de las fluctuaciones hídricas (Figs. 18-19), los cuales pudieron perjudicar a la planta. Las tasas de crecimiento son bajas: $0,001-0,003 \text{ día}^{-1}$, es decir, menores que las del invernadero. Prácticamente, casi no hay estimaciones de las tasas de crecimiento para *C. mariscus*; las únicas son las de Conway (1938) quien habla de una elongación de las hojas de 10 centímetros por semana en mayo, que es el momento más favorable del año para el crecimiento. Transformadas en nuestras unidades, se trataría de $0,32 \text{ d}^{-1}$, lo cual es cien veces más de lo encontrado en Las Tablas. Incluso en las épocas de menor crecimiento, los datos de Conway (1938) permiten estimar tasas alrededor de $0,03 \text{ d}^{-1}$, todavía muy superiores a las encontradas por nosotros. Estas diferencias tan sustanciales no son de extrañar, pues las investigaciones de Conway tuvieron lugar en Wicken Fen (SE de Inglaterra), un lugar muy favorable para el crecimiento de la masiega, mientras que el ambiente de Las Tablas se va volviendo cada vez más inhóspito para esta planta. Conway (1938) señala que las altas tasas de crecimiento de la masiega europea se ven favorecidas por la elevada saturación de agua en el suelo; por lo tanto, parece probable que ésa sea una de las causas del pobre crecimiento de la masiega en Daimiel. Para *C. jamaicense*, Lorenzen *et al.* (2001) señalan tasas de crecimiento de $0,025-0,035$ en invernadero, de 4 a 10 superiores a las nuestras en el invernadero.

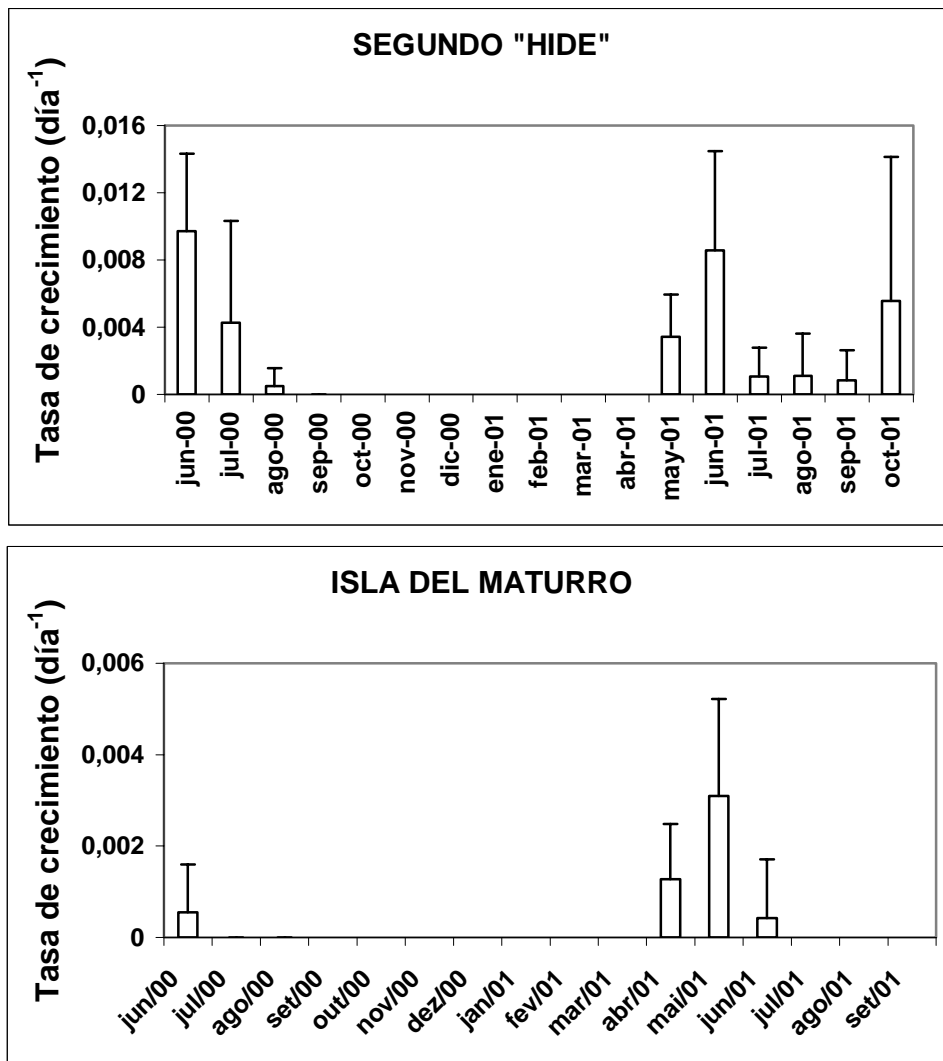


Figura 57. Tasas de crecimiento de la hoja más larga de las plantas de masiega en las dos zonas de estudio. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

Hubo también una relación inversa entre el tamaño de las plantas de masiega y su tasa de crecimiento en el campo, si bien la varianza explicada no fue muy alta (Fig. 58). Cabe aplicar aquí las mismas explicaciones que se dieron para el carrizo en la relación entre tamaño y tasa de crecimiento (véase más arriba).

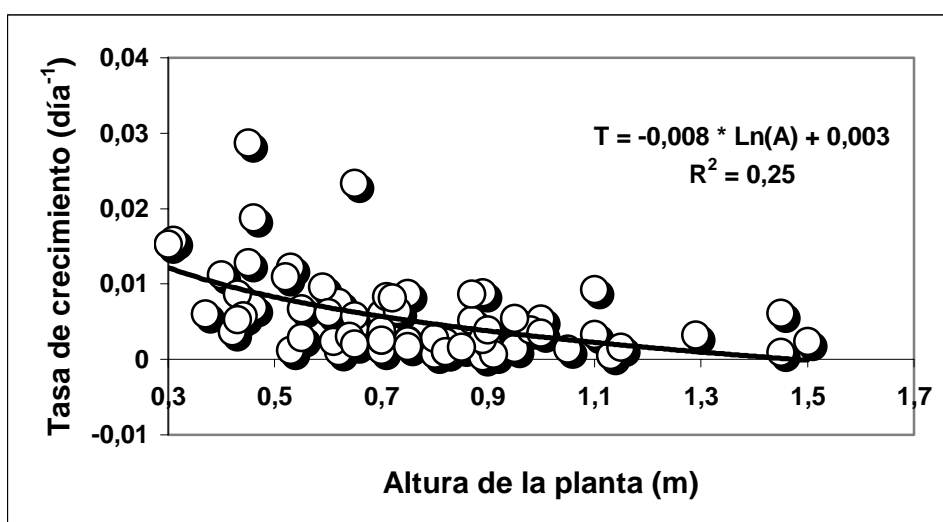


Figura 58. Tasa de crecimiento de la masiega en relación con la altura de la planta en Las Tablas.

Aunque se aprecie una tendencia global decreciente, la tasa de crecimiento de la enea en el invernadero no fue uniformemente decreciente, sino que mostró algunos momentos de aumento (Fig. 59); la tasa osciló entre 0 y 0,635 día⁻¹. Para plantas de los Everglades de Florida, la tasa de crecimiento en invernadero ascendió a 0,05-0,1 día⁻¹ (Lorenzen *et al.*, 2000). Otras especies del género *Typha*, sin embargo, presentan tasas mucho más reducidas: 0,002-0,070 (Dykyjová & Kvet, 1978).

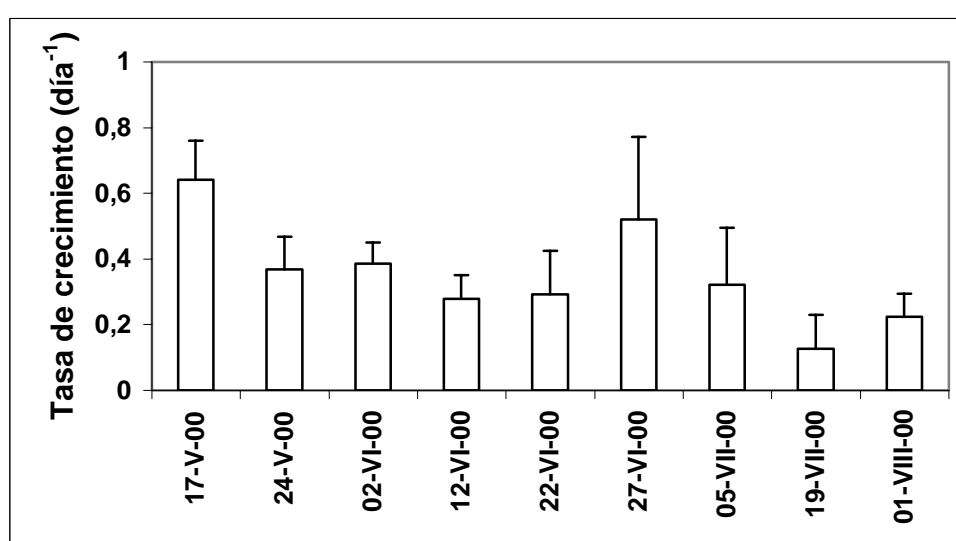


Figura 59. Tasa de crecimiento promedio de la enea en el invernadero a lo largo del tiempo. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

El crecimiento de la enea fue mayor en el Cachón de la Leona (Fig. 60), como ya hemos señalado. Sin embargo, en 2001 la planta continuó creciendo durante todo el verano, cosa que no sucedió en 2000 (Fig. 60). Aunque se aprecie una tendencia global decreciente, la tasa de crecimiento no fue uniformemente decreciente, sino que mostró algunos momentos de aumento (Fig. 60); la tasa en el campo osciló entre 0 y 0,265 día⁻¹. En cualquier caso, la tasa fue muy superior en el invernadero (0,327 ± 0,189 día⁻¹) respecto a la del campo (Tabla del General: 0,006 ± 0,003 día⁻¹; Cachón de la Leona: 0,010 ± 0,009 día⁻¹), si bien -como ya es norma- la variabilidad de la tasa fuera muy superior en el invernadero.

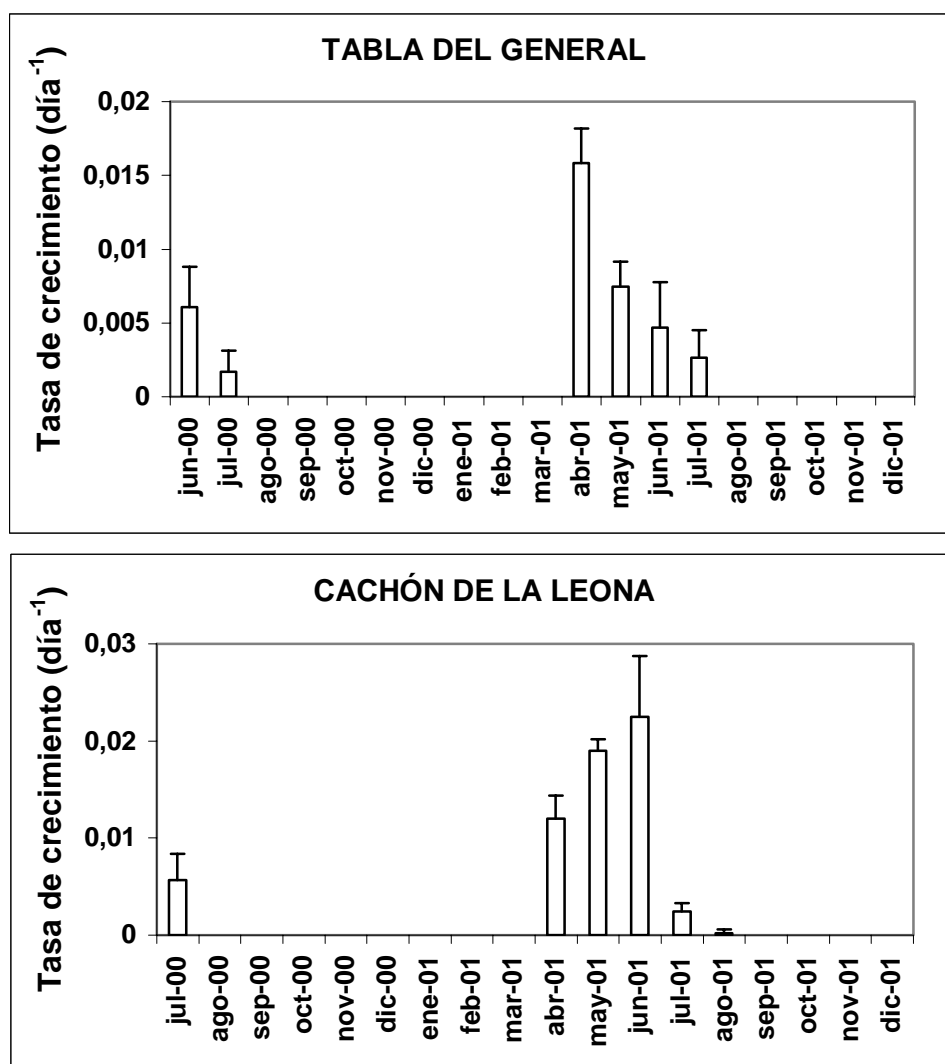


Figura 60. Tasas de crecimiento de la hoja más larga de las plantas de enea en las dos zonas de estudio. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

Finalmente, apreciamos también una relación estadísticamente significativa e inversa entre la tasa de crecimiento de la enea en el campo y el tamaño de las plantas (Fig. 61), también esperable dada la relación estrecha entre el grosor de los brotes y la altura que pueden alcanzar las hojas en este género (Fiala, 1973, 1978). La pendiente de la relación altura:tasa de crecimiento fue superior en el carrizo, seguido de la existente en la enea y, por último, de la hallada para la masiega (Figs. 55, 58, 61), lo cual indica que -comparativamente- las mayores plantas de carrizo crecen más lentamente que las de enea y las de masiega, por ese orden.

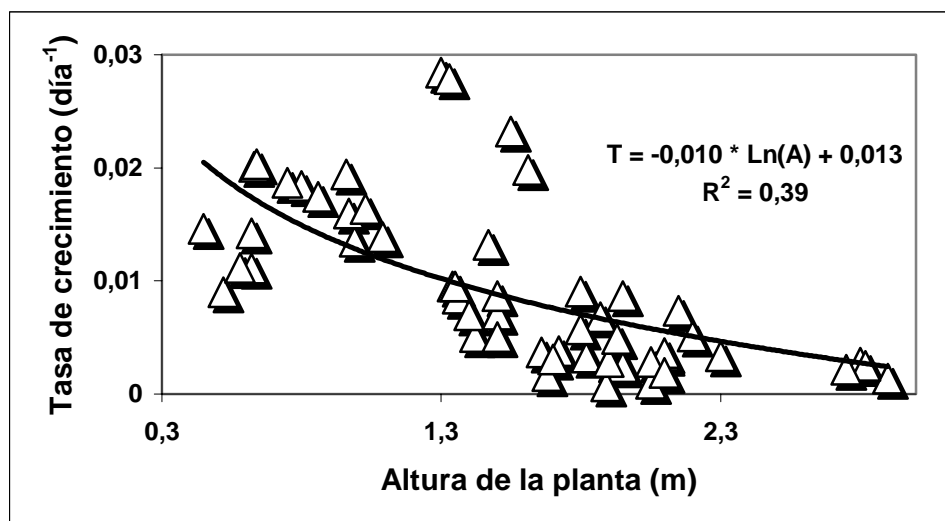


Figura 61. Tasa de crecimiento de la enea en relación con la altura de la planta en Las Tablas.

Aunque no disponía de muchos datos, intenté relacionar las tasas de crecimiento estival con el hidronivel y los contenidos de carbono, nitrógeno y fósforo sedimentario. Obtuve relaciones estadísticamente significativas entre la tasa de crecimiento del carrizo y el cociente nitrógeno:fósforo ($r: -0,87$, $p < 0,05$), entre la tasa de crecimiento de la masiega y el nitrógeno sedimentario ($r: 0,73$, $p < 0,05$) y entre la tasa de crecimiento de la enea y el nitrógeno ($r: -0,85$, $p < 0,05$) y el fósforo de los sedimentos ($r: -0,85$, $p < 0,05$). Como indican los signos de la correlación, a más nitrógeno, tasas de crecimiento mayores en la masiega, pero en todos los demás casos sucedió al revés. El hidronivel no

se relacionó de modo estadísticamente significativo con la tasa de crecimiento de ninguna de las especies ($p > 0,05$).

Para el caso del carrizo en el invernadero, Romero *et al.* (1999) describen que las mayores tasas de crecimiento se tienen con cocientes edáficos nitrógeno:fósforo (en unidades molares) dentro del rango 10-33, lo cual sugiere cocientes 5-16,5:1 en peso. En nuestro caso, los cocientes edáficos nitrógeno:fósforo se hallan entre 10 y 16:1 (en peso, Apartado IV.a). Sin embargo, hemos encontrado una relación inversa entre la tasa de crecimiento y el cociente, lo cual parece indicar que el carrizo crece más cuando hay una mayor proporción relativa de fósforo en el suelo. En ese sentido, estaríamos hablando de una limitación del crecimiento del carrizo por el fósforo en Las Tablas. De todos modos, el nutriente limitante del crecimiento de *Phragmites* es aún objeto de debate, pues para Clevering (1998) no sería el nitrógeno, pero tanto Kohl *et al.* (1998) como Lippert *et al.* (2001) aseguran que ese elemento limita al crecimiento de la planta.

Las otras relaciones entre tasa de crecimiento y factores ambientales son aún más sorprendentes. Por ejemplo, unos autores aseguran que *Typha domingensis* está limitada por el nitrógeno (Grace, 1988) y otros que lo está por el fósforo (Gophen, 2000; Miao *et al.*, 2000). Nosotros, sin embargo, aunque encontramos relaciones estadísticamente significativas con ambos elementos, son inversas, es decir, el crecimiento es mayor cuanto menores son las cantidades de nitrógeno y fósforo en los sedimentos, lo cual sugiere un posible efecto inhibitorio de los mismos. La masiega sí parece mostrar limitación nutritiva por el nitrógeno, pues cuando éste crece en el suelo, las tasas de crecimiento de la masiega aumentan; este hecho ya ha sido referido anteriormente (Urban *et al.*, 1993; Miao & Sklar, 1998).

De todos modos, los nutrientes que hay en el agua intersticial son los que mejor se relacionan con el crecimiento vegetal de los helófitos, aunque rara vez se miden en los humedales (Cizkova *et al.*, 2001).

IV.2.c. Alometría

Todas las relaciones lineales entre longitud de la hoja más larga (o del tallo, en el caso del carrizo) y masa fresca individual han dado resultados estadísticamente significativos, si bien las varianzas explicadas cambien un poco de unas especies a otras, entre el 74 y el 84% (Figs. 62-65). Las pendientes de las regresiones alométricas de todas las especies son estadísticamente distintas ($p < 0,05$), de acuerdo con un "test" de comparación de pendientes. Si en lugar de un modelo lineal, buscamos un modelo potencial del tipo convencional usado en alometría (es decir, $\text{Peso fresco} = a \cdot \text{Longitud}^b$, donde a y b son constantes estimadas por mínimos cuadrados), los exponentes b son 2,55, 1,42 y 2,95 para carrizo, masiega y enea, respectivamente. Dichos coeficientes no cambian significativamente ("test" de comparación de pendientes: $p > 0,05$) si en lugar del peso fresco usamos el peso seco como la variable dependiente. La varianza explicada por estas relaciones potenciales está entre el 80 y el 90% para las tres especies.

Intentamos relacionar biomasa y longitudes de rizomas, pero -a excepción de la masiega, que dio un coeficiente de determinación del 83%- no obtuvimos otras relaciones estadísticamente significativas. Hay que señalar, sin embargo, que siempre se trabajó con un número muy limitado de datos ($n = 5$), debido a las dificultades para la extracción de la biomasa subterránea.

De todos modos, y a pesar de que las relaciones alométricas resultan implícitas a muchos estudios en estos helófitos (Ksenofontova, 1988; Fiala, 1978), raro es el trabajo que las describe directamente. Nosotros sólo hemos encontrado una ecuación, la que dan Weisner & Ekstam (1993), a partir de datos de cultivo de carrizo en tiesto, pero incluye conjuntamente los datos de biomasa aérea y biomasa subterránea y, por tanto, la pendiente de su modelo alométrico no resulta comparable a la nuestra. Nuestro modelo potencial sería análogo al de Weisner & Ekstam, pero la relación de los suecos explica más varianza que la nuestra (98% vs 86%), quizá porque hayan trabajado en condiciones más controladas y los nuestros sean datos de campo. Estas relaciones alométricas

son aún muy preliminares. Niklas & Enquist (2002) señalan que en la alometría las diferencias tienen una componente debida al hábitat local y otra al fenotipo. Es probable que un estudio alométrico realizado en distintas zonas del humedal, con distintas condiciones ambientales y distintos clones de cada helófito, diera como resultado diferencias alométricas, de interés en la distribución de nutrientes entre los distintos órganos de las plantas.

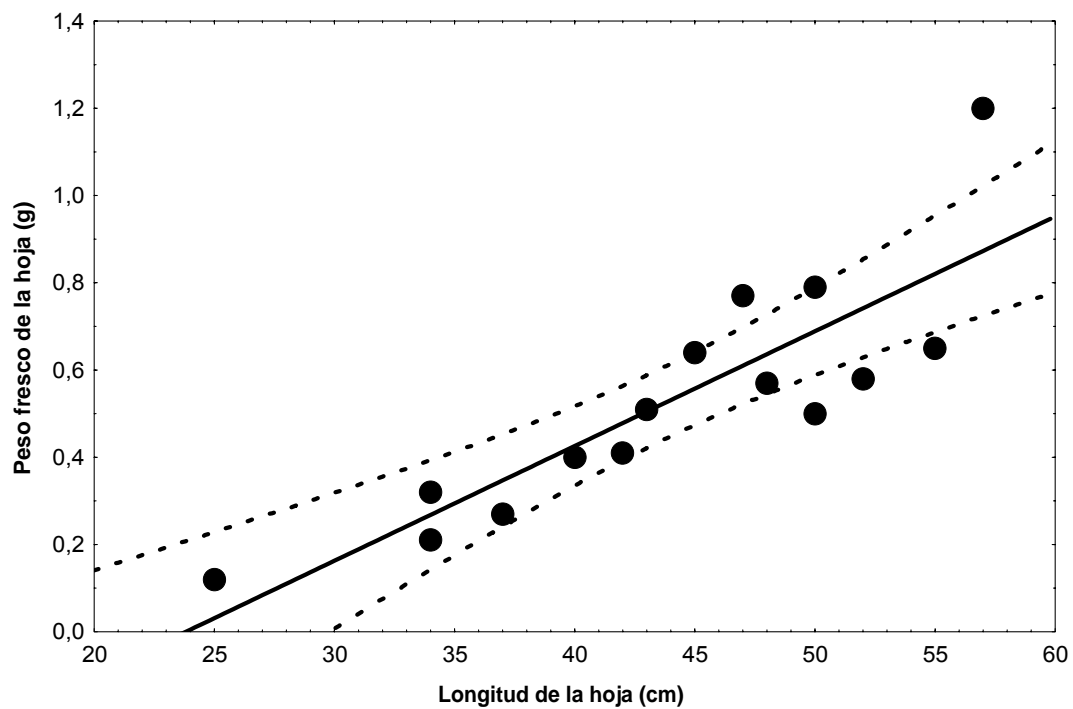


Figura 62. Relación alométrica entre la longitud de la hoja y su peso fresco en el carrizo. La línea continua representa la regresión y las discontinuas, los límites de confianza del 95%. La ecuación de regresión es $\text{Peso fresco} = -0,63 (\pm 0,20) + 0,03 (\pm 0,004) * \text{Longitud}$. $R^2: 0,74$ $p = 0,0004$.

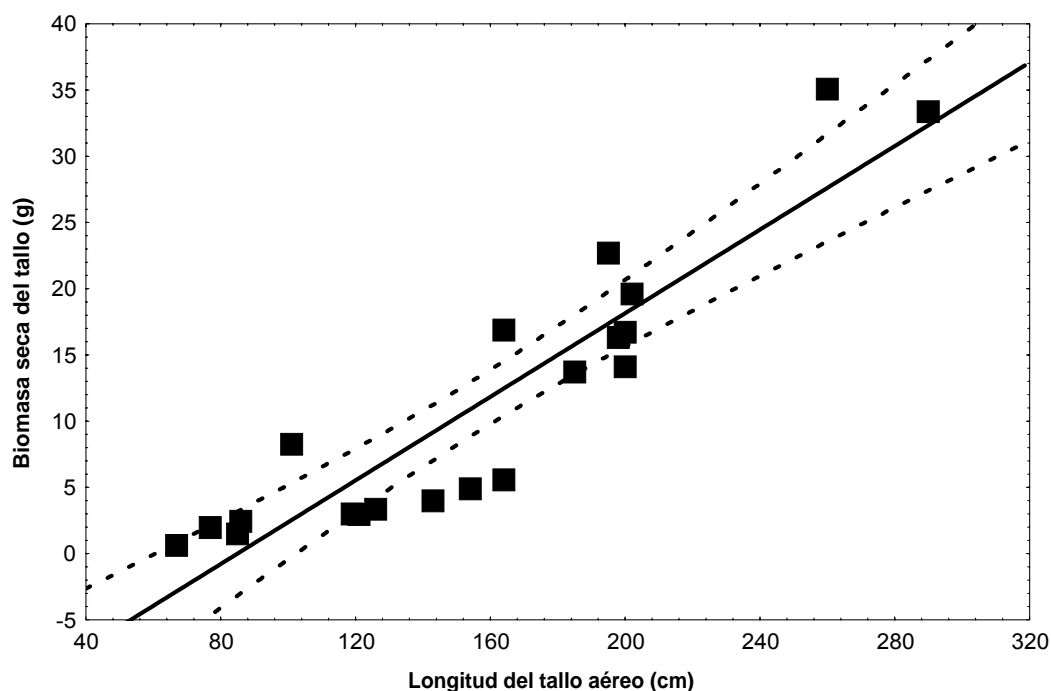


Figura 63. Relación alométrica entre la longitud del tallo aéreo y su peso seco (incluyendo las hojas) en el carrizo. La línea continua representa la regresión y las discontinuas, los límites de confianza del 95%. La ecuación de regresión es $\text{Peso seco} = -13,40 (\pm 2,70) + 0,16 (\pm 0,016) * \text{Longitud}$. $R^2: 0,84$ $p = 0,0000009$.

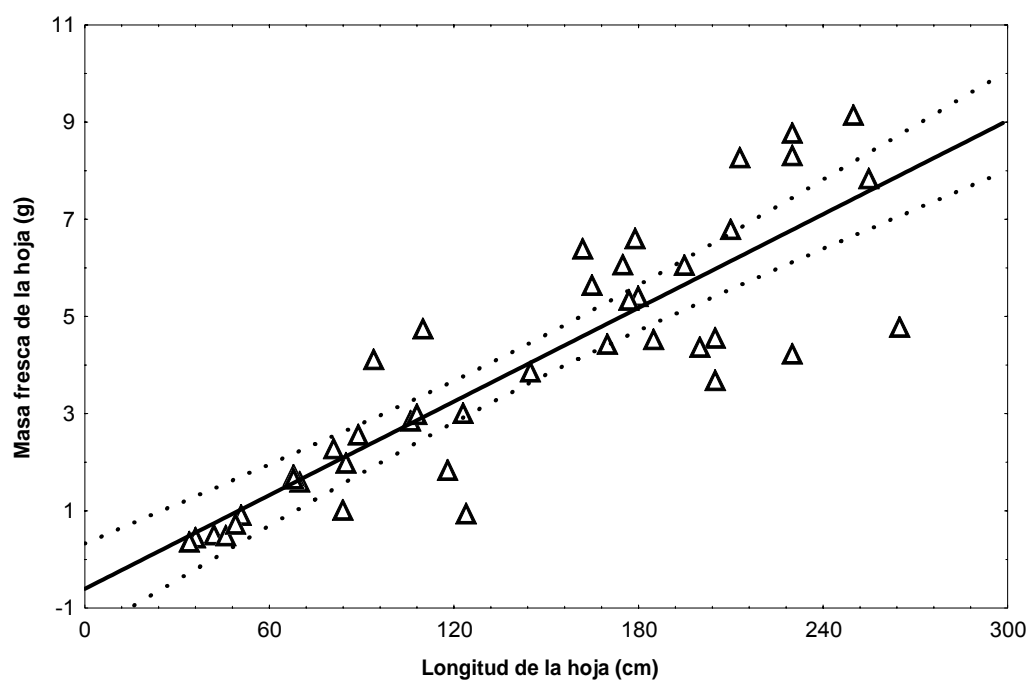


Figura 64. Relación alométrica entre la longitud de la hoja y su peso fresco en la masiega. La línea continua representa la regresión y las discontinuas, los límites de confianza del 95%. La ecuación de regresión es $\text{Peso fresco} = -0,61 (\pm 0,46) + 0,03 (\pm 0,002) * \text{Longitud}$. $R^2: 0,75$ $p = 0,0000009$.

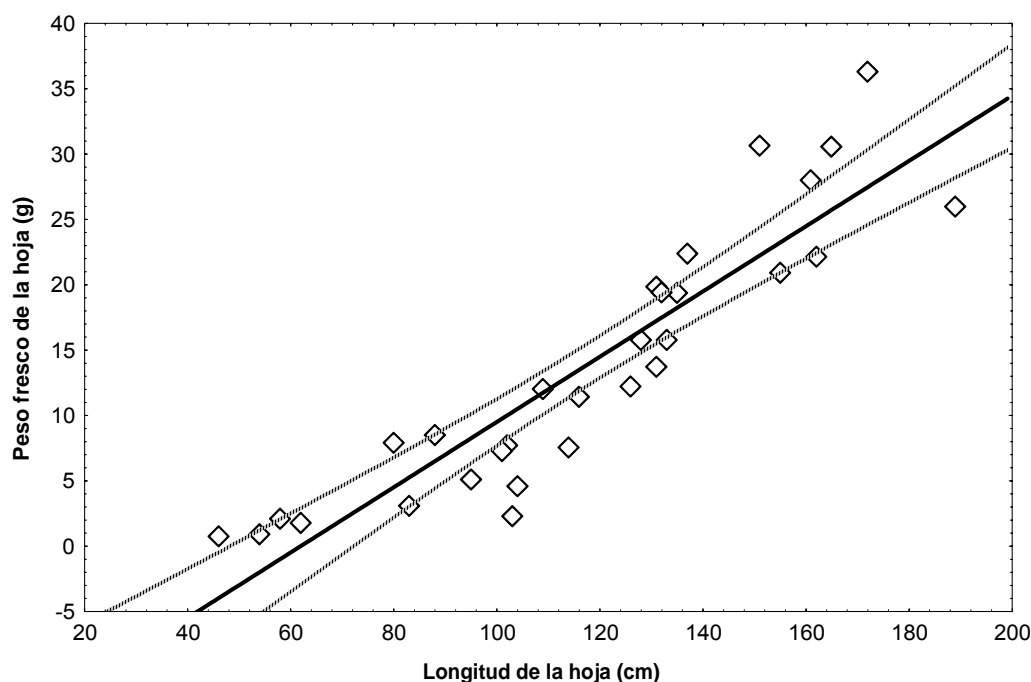


Figura 65. Relación alométrica entre la longitud de la hoja y su peso fresco en la enea. La línea continua representa la regresión y las discontinuas, los límites de confianza del 95%. La ecuación de regresión es $\text{Peso fresco} = -15,46 (\pm 2,63) + 0,25 (\pm 0,02) * \text{Longitud}$. $R^2: 0,83$ $p = 0,000009$.

Finalmente, quisimos comprobar si a partir de la longitud promedio de las hojas (o los tallos, en el caso del carrizo) de una especie en un lugar determinado, se podía estimar de modo fiable la biomasa total por unidad de superficie en esa zona; si fuera posible, ahorraría trabajo de campo. En el caso del carrizo, no fue posible, pues la relación no era estadísticamente significativa ($p > 0,05$). La varianza explicada por la relación ascendió únicamente al 28% para la masiega, aunque resultó estadísticamente significativa ($p < 0,05$). En el caso de la enea, la varianza explicada aumenta (Fig. 66), pero sería preciso disponer de más datos para aumentar la fiabilidad estadística antes de poder emplear dicha relación.

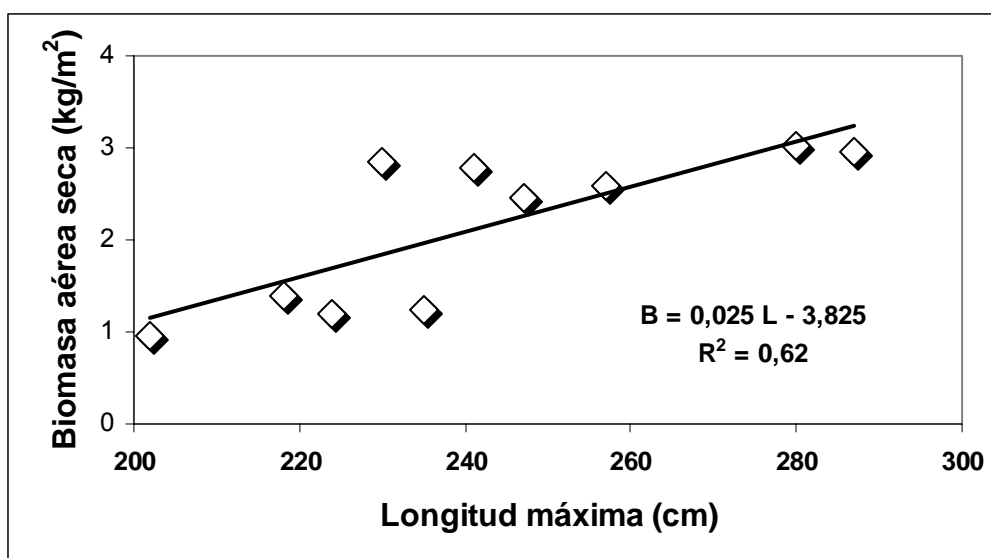


Figura 66. Relación entre la longitud máxima promedio de las plantas de enea y la biomasa aérea que pueden alcanzar en Las Tablas de Daimiel.

IV.2.d. Almacenamiento de nutrientes

La cantidad de agua en las hojas del carrizo supone un $15,6 \pm 5,9\%$. En *Phragmites* hay más carbono en la raíz en invierno que en verano, pero esas cifras son menores que las presentes en rizomas, tallo y hojas (Fig. 67). La comparación estadística entre partes de la planta da como resultado que hay diferencias estadísticamente significativas entre los contenidos de carbono de raíz y rizoma, de rizoma y tallo, de tallo y raíz, de rizoma y hoja y de tallo y hoja (tabla 6).

La bibliografía especializada prácticamente no contiene datos sobre carbono en las distintas zonas del carrizo, quizá porque lo asuma como una porción constante de la biomasa total.

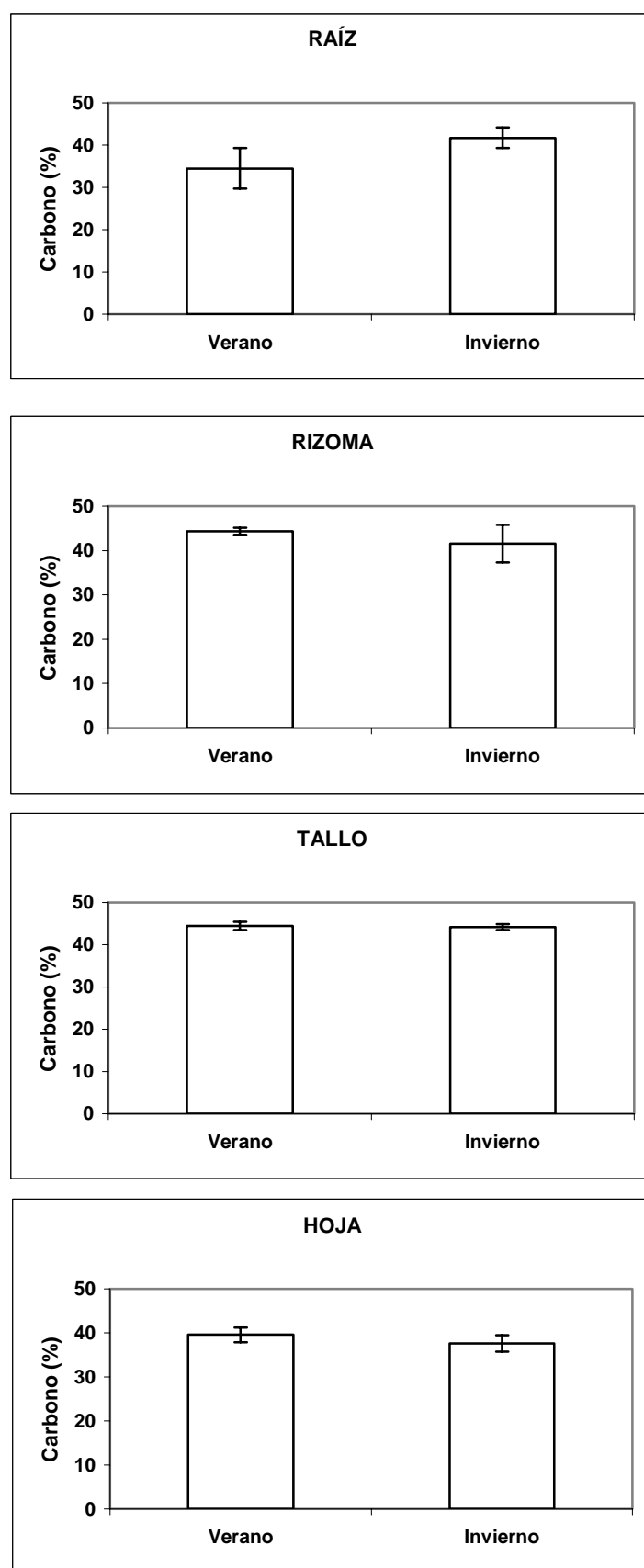


Figura 67. Concentración de carbono en las distintas partes del carrizo en dos momentos del año. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

Tabla 6. Niveles de probabilidad en las comparaciones de los contenidos de nutrientes en las distintas partes del carrizo. Se han combinado los datos de verano y los de invierno. "Test" no paramétrico de la U de Mann-Whitney, ns: $p > 0,05$.

Carbono					
Raíz-Rizoma	Raíz-Tallo	Raíz-Hoja	Rizoma-Tallo	Rizoma-Hoja	Tallo-Hoja
0,05	0,008	ns	ns	0,005	0,0001
Nitrógeno					
Raíz-Rizoma	Raíz-Tallo	Raíz-Hoja	Rizoma-Tallo	Rizoma-Hoja	Tallo-Hoja
0,002	0,00009	ns	0,05	0,02	0,003
Fósforo					
Raíz-Rizoma	Raíz-Tallo	Raíz-Hoja	Rizoma-Tallo	Rizoma-Hoja	Tallo-Hoja
ns	ns	ns	ns	ns	ns

Sin embargo, en cuanto al nitrógeno, hay más en la raíz y, mucho más, en las hojas que en rizoma y tallo (Fig. 68). Como era esperable, la cantidad de nitrógeno foliar es superior en verano que en invierno, pero para las demás partes la relación, siendo inversa, no resulta tan acusada. Las diferencias entre partes de la planta son incluso más acusadas que las existentes para el carbono (tabla 6), pues únicamente no detectamos diferencias estadísticamente significativas entre los contenidos de nitrógeno en raíz y hojas.

En la bibliografía, sí existen numerosos datos sobre contenidos de nitrógeno y fósforo, datos que cambian según la parte de la planta y la época del año en que se mida. En el caso del nitrógeno, Vymazal (1995) da rangos de 1,0-3,94% para toda la planta procedentes del ámbito europeo. Ksenofontova (1988), que trabaja sólo en verano y en lagos de Estonia, aporta el rango de 0,56-1,23% para raíces, 0,19-0,60% para rizomas, 0,25-1,03% para tallos y 1,49-3,24% para hojas. Dykyjová & Kvet (1978) ofrecen los de 1,0-2,77% para toda la planta, con los valores más altos en primavera y los más bajos en otoño en los estanques de acuicultura de la República Checa. En condiciones naturales, Meuleman *et al.* (2002) miden 0,05-0,28% de nitrógeno en toda la planta. Nuestros datos son totalmente comparables con los de Ksenofontova (1988). La pauta estacional que observamos resulta la esperada, es decir, más nitrógeno en verano en las hojas porque es el lugar de la síntesis y más nitrógeno en invierno en raíz y rizoma porque es el lugar de la reserva.

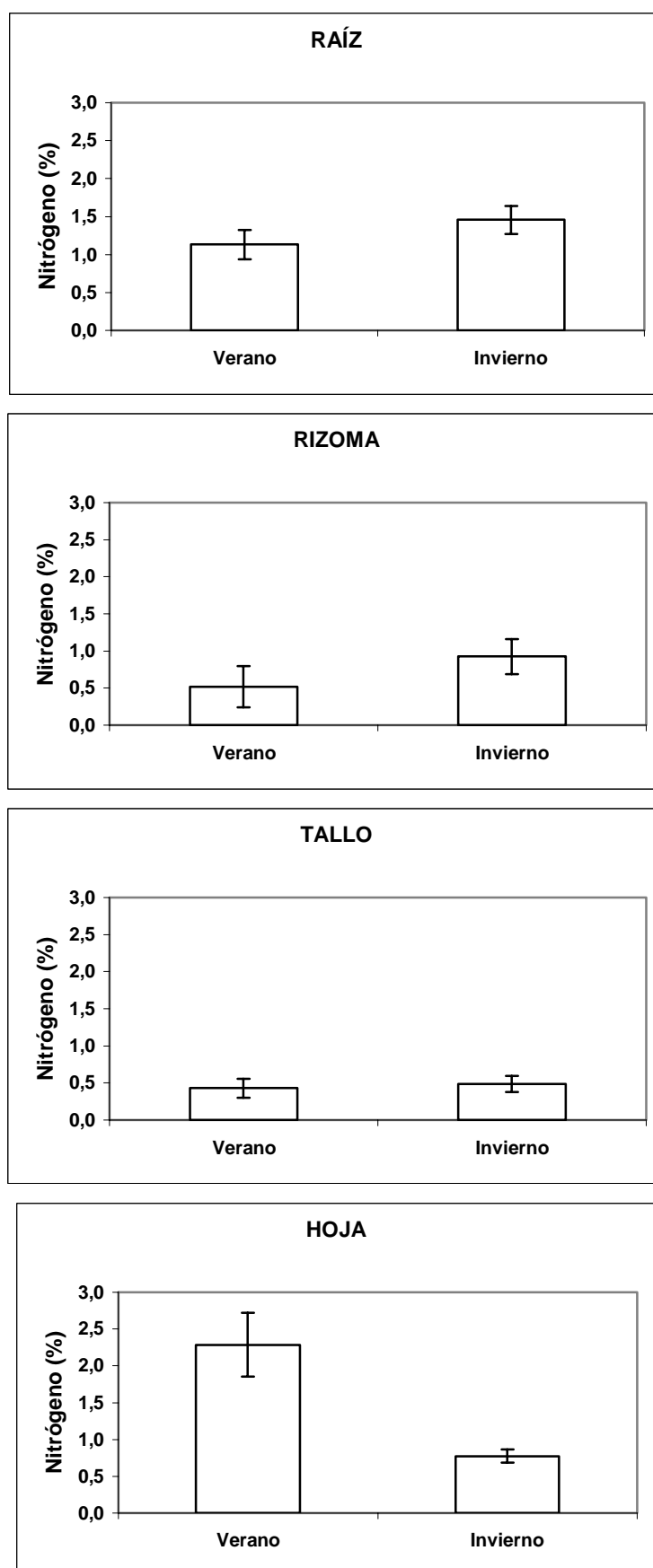


Figura 68. Concentración de nitrógeno en las distintas partes del carrizo en dos momentos del año. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

El fósforo se acumula durante el invierno en la raíz y el rizoma del carrizo, para pasar durante el verano a tallo y hojas (Fig. 69). Sin embargo, no hubo diferencias estadísticamente significativas entre las partes de la planta (tabla 6), lo cual quizá sea debido más a la gran variabilidad intrínseca que hay cada época del año en varias partes de la planta (véanse las desviaciones típicas de la raíz en invierno y la hoja en verano).

Los datos de otros autores son también muy dispares. Así, Vymazal (1995) para localidades europeas ofrece el rango 0,01-0,48% en el conjunto de la planta. Ksenofontova (1988), en el verano de los lagos estonios, da 0,03-0,1% en raíz, 0,01-0,09% en rizoma, 0,02-0,08% en tallo y 0,06-0,19% en hoja. Meuleman *et al.* (2002), en un humedal natural holandés, refieren 0,005-0,03% y Dykyjová & Kvet (1978), en los estanques de acuicultura de la República Checa, dan el rango de 0,17-0,48%, con los mínimos en el otoño y para toda la planta. La pauta estacional observada en Las Tablas es la esperada: almacenamiento subterráneo en invierno y acumulación en hoja en verano. Los datos reflejan que la riqueza en fósforo sedimentario en el humedal se plasma en gran disponibilidad de fósforo para el carrizo, el cual se acumula -según la época del año de que se trate- en hoja o en órganos subterráneos.

La cantidad de agua de las hojas de masiega en Las Tablas asciende a $17,6 \pm 12,0\%$. Al ser una planta de vida supraanual, la masiega no muestra concentraciones diferentes de carbono del verano al invierno (Fig. 70). Hoja, rizoma y raíz, por ese orden, son las partes donde está más concentrado el carbono. Sin embargo, sí detecté diferencias estadísticamente significativas de la concentración de carbono presente en las distintas partes de la planta (tabla 7).

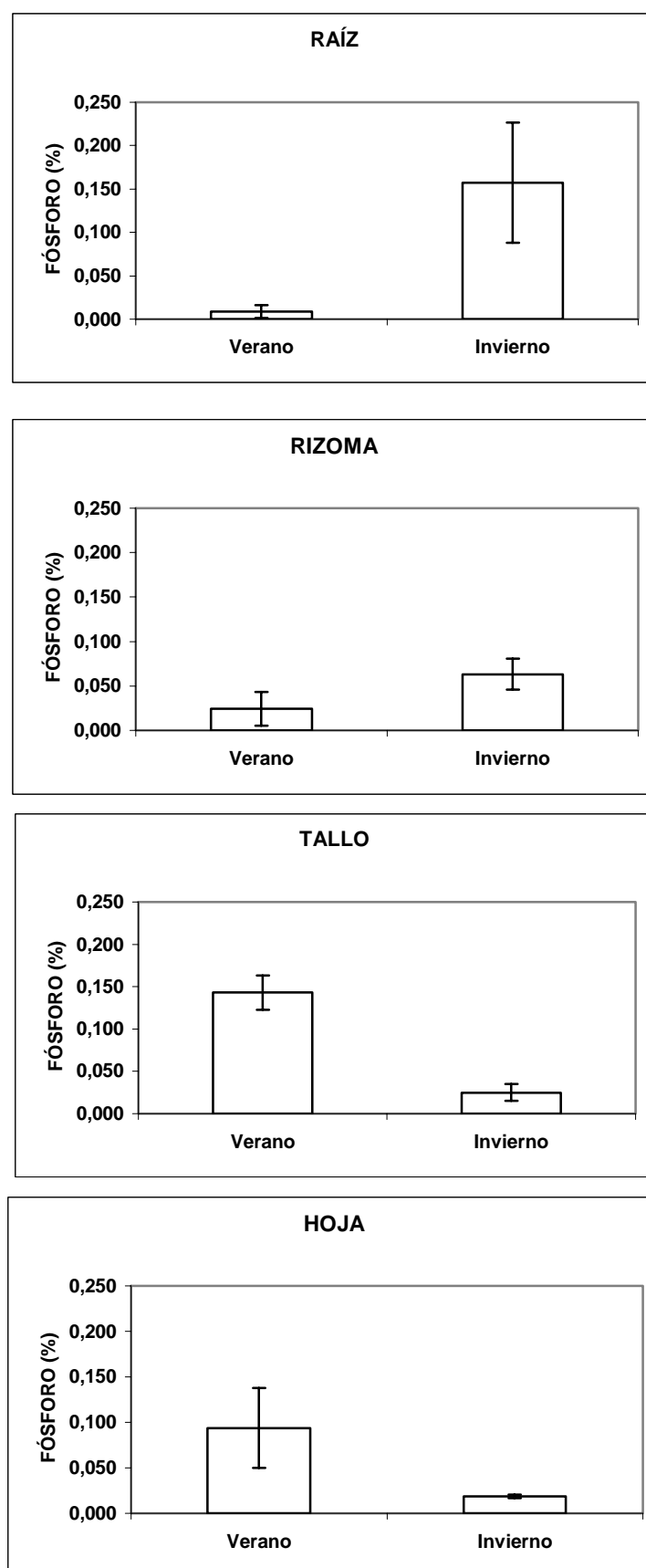


Figura 69. Concentración de fósforo en las distintas partes del carrizo en dos momentos del año. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

Tabla 7*. Niveles de probabilidad en las comparaciones de los contenidos de nutrientes en las distintas partes de la masiega. Se han combinado los datos de verano y los de invierno. "Test" no paramétrico de la U de Mann-Whitney, ns: $p > 0,05$.

Carbono		
Raíz-Rizoma	Raíz-Hoja	Rizoma-Hoja
0,0008	0,03	0,02
Nitrógeno		
Raíz-Rizoma	Raíz-Hoja	Rizoma-Hoja
ns	ns	ns
Fósforo		
Raíz-Rizoma	Raíz-Hoja	Rizoma-Hoja
ns	ns	0,02

Respecto al nitrógeno, la masiega presenta más en verano en raíz y hoja, si bien la diferencia entre verano e invierno es más acusada en la hoja (Fig. 71). No hubo diferencias significativas entre las partes de la planta (tabla 7). Se carece de datos para la concentración de nitrógeno en las hojas de la masiega europea. Para las hojas de la americana, varía entre 0,4-0,8% (Davis, 1991), 0,5-0,7% (Vymazal, 1995), 0,62-0,65% (Miao & Sklar, 1998) ó 0,69 y 0,83% (Chiang *et al.*, 2000) del peso seco. Por partes de la planta y en julio, la masiega americana muestra mucho más nitrógeno comparativamente en las raíces que en rizomas u hojas (Miao & Sklar, 1998), al revés de lo que sucede en *C. mariscus* y en Las Tablas durante el verano.

Sin embargo, en el caso del fósforo, todas las partes de la planta mostraron mayores concentraciones en invierno (Fig. 72). Únicamente, hubo diferencias significativas entre los contenidos de fósforo en rizoma y hoja (tabla 7). Tampoco hay datos sobre el contenido en fósforo de la masiega europea. En *C. jamaicense*, se halla alrededor del 0,022% (Steward & Ornes, 1975), pero puede oscilar bastante (0,04-0,08%, Davis, 1991; 0,027-0,041, Chiang *et al.*, 2000). En verano, el fósforo es muy similar en todas las partes de esta planta (Miao & Sklar, 1998).

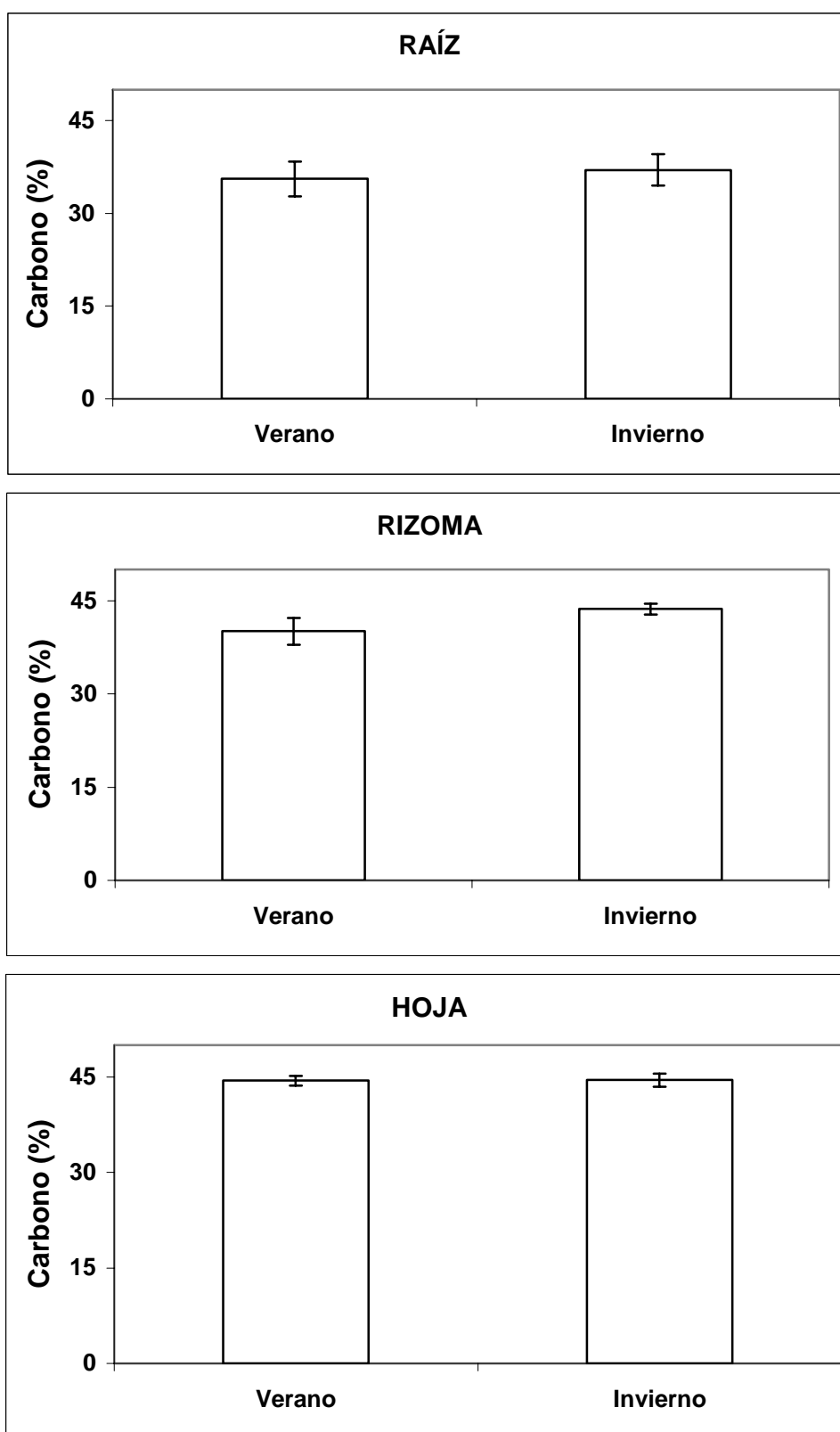


Figura 70. Concentración de carbono en las distintas partes de la masiega en dos momentos del año. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

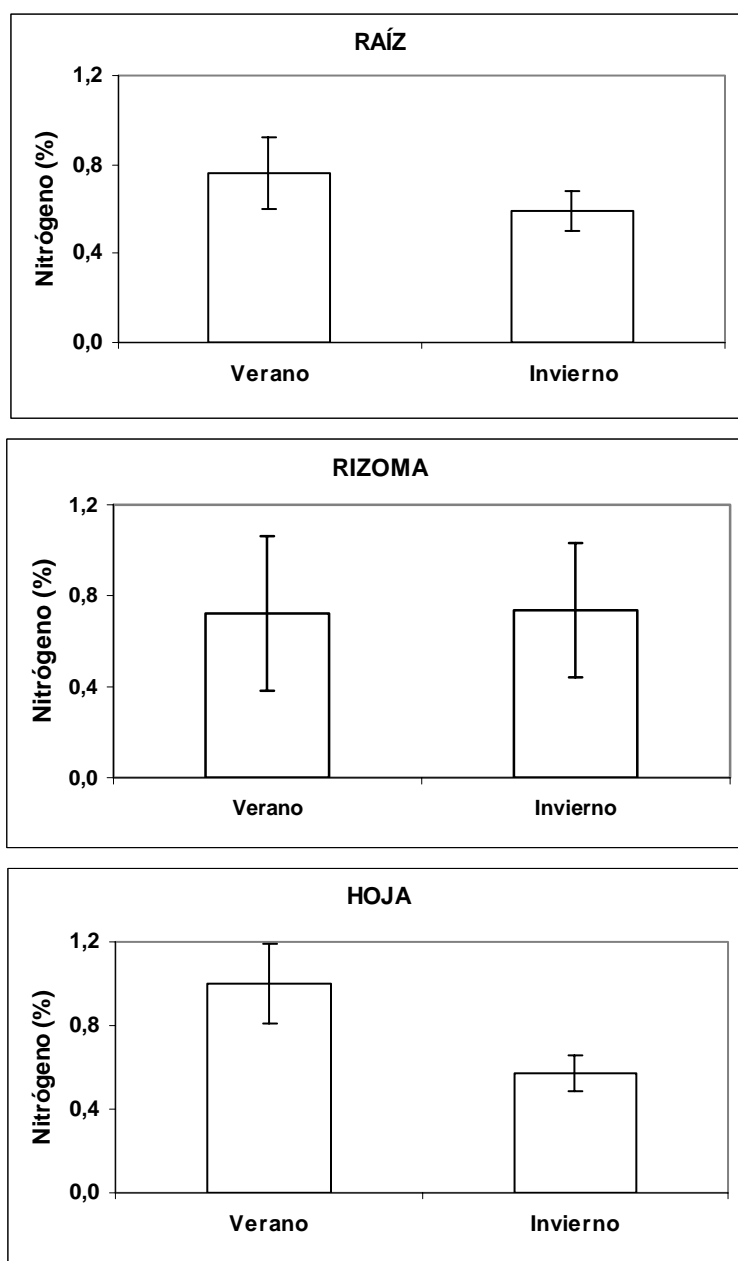


Figura 71. Concentración de nitrógeno en las distintas partes de la masiega en dos momentos del año. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

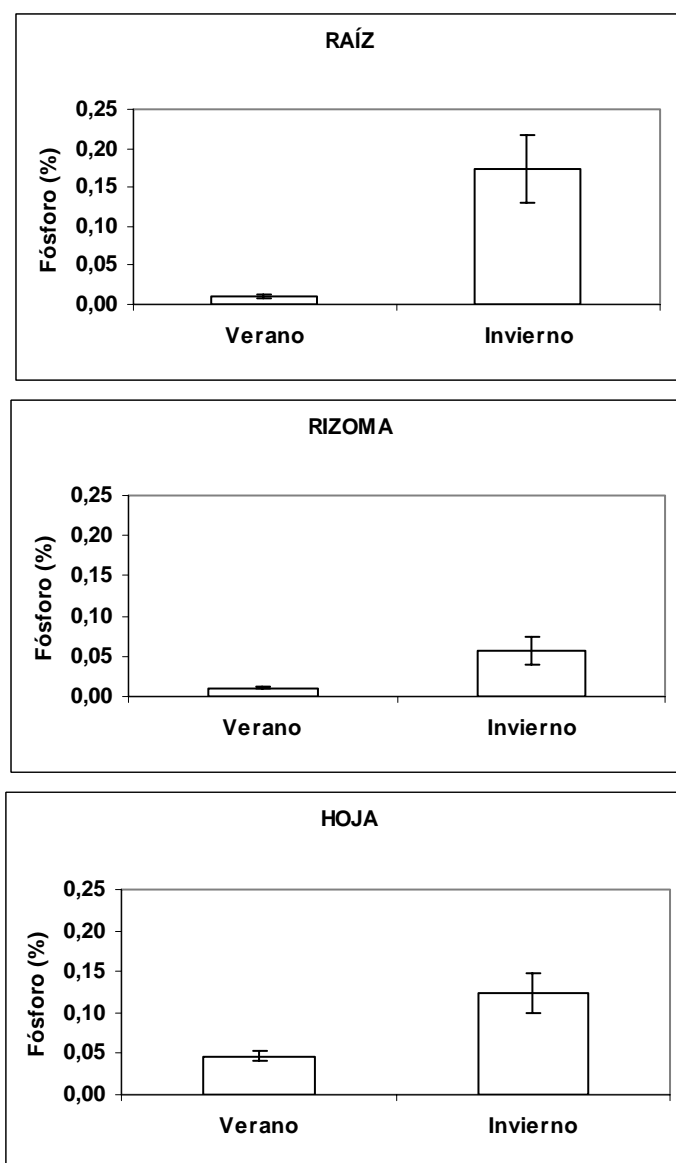


Figura 72. Concentración de fósforo en las distintas partes de la masiega en dos momentos del año. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

Las hojas de enea tienen mucha agua, hasta un $83,7 \pm 5,3\%$. Todas sus partes tienen más carbono en invierno, aunque abunda más en la hoja que en las demás zonas (Fig. 73). Las diferencias del contenido de carbono entre las distintas zonas de la planta son estadísticamente significativas (tabla 8).

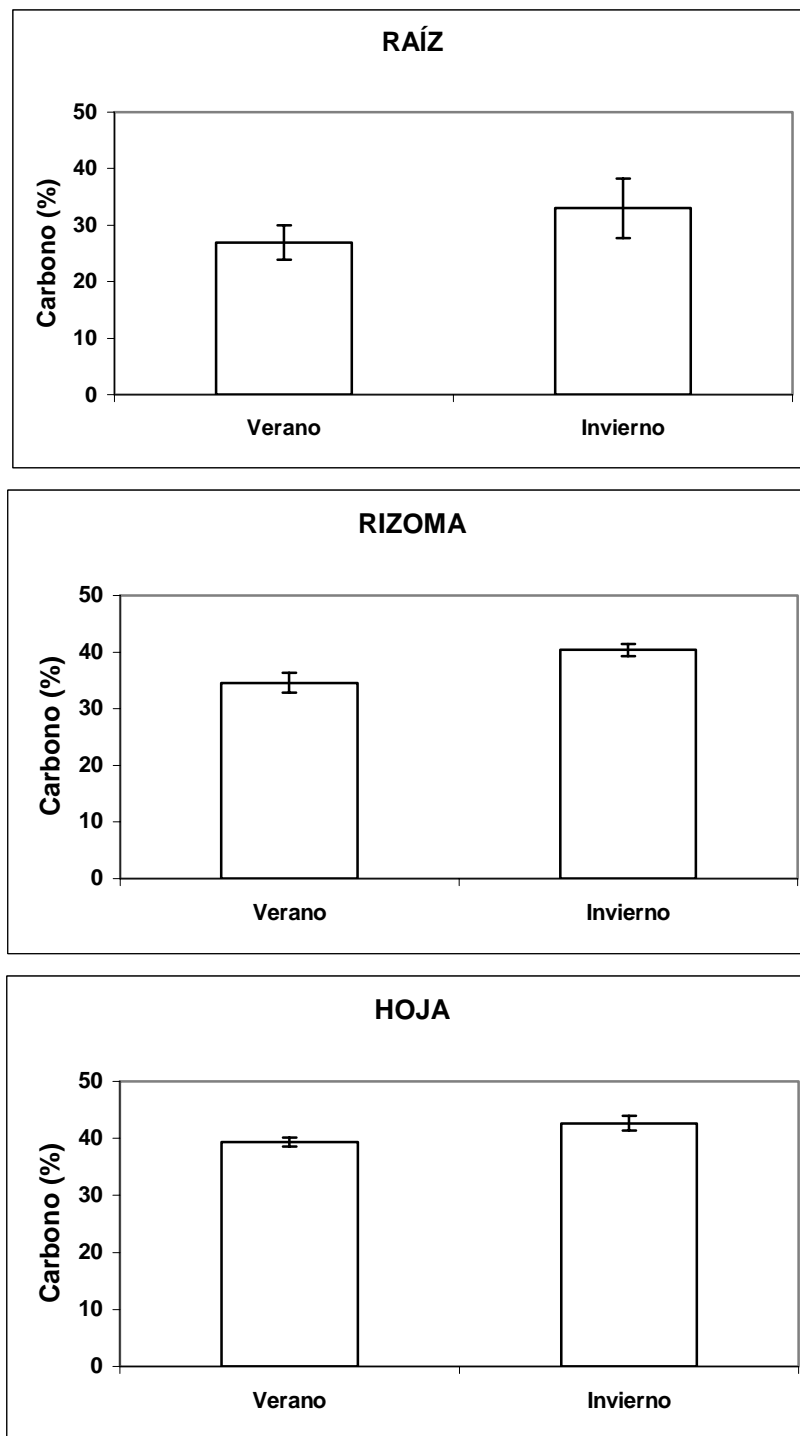


Figura 73. Concentración de carbono en las distintas partes de la enea en dos momentos del año. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

Tabla 8. Niveles de probabilidad en las comparaciones de los contenidos de nutrientes en las distintas partes de la enea. Se han combinado los datos de verano y los de invierno. "Test" no paramétrico de la U de Mann-Whitney. ns: $p > 0,05$.

Carbono		
Raíz-Rizoma	Raíz-Hoja	Rizoma-Hoja
0,004	0,02	0,05
Nitrógeno		
Raíz-Rizoma	Raíz-Hoja	Rizoma-Hoja
ns	ns	ns
Fósforo		
Raíz-Rizoma	Raíz-Hoja	Rizoma-Hoja
ns	ns	ns

La hoja contiene más nitrógeno que las otras partes de la enea (Fig. 74), abundando más en verano. El rizoma aparentemente presenta menos nitrógeno que la raíz, pero las diferencias entre las distintas partes de la planta no son estadísticamente significativas (tabla 8).

En *T. domingensis*, se han referido concentraciones de nitrógeno de 1,2% (Davis, 1991) y de 0,6-1,8% para los Everglades de Florida (Miao & Sklar, 1998). En *T. angustifolia*, las concentraciones de nitrógeno disminuyen en la hoja de 2,90% en la primavera a 0,80% en el verano (Dykyjová & Kvet, 1978).

Finalmente, la concentración de fósforo en raíz y hoja de enea son inversas del invierno al verano; en esta época hay más en la hoja y en invierno, más en la raíz, pero en concentraciones opuestas (Fig. 75). En cuanto al rizoma, almacena más fósforo en invierno. Globalmente considerado, el contenido de fósforo en la enea no varía de unas partes a otras de la planta (tabla 8).

En *T. domingensis*, las concentraciones de fósforo oscilan entre 0,1 y 0,3% (Miao & Sklar, 1998) en las poblaciones de Florida. Para la *T. angustifolia* de la República Checa, se dan oscilaciones entre 0,49% en primavera y 0,15% en verano (Dykyjová & Kvet, 1978).

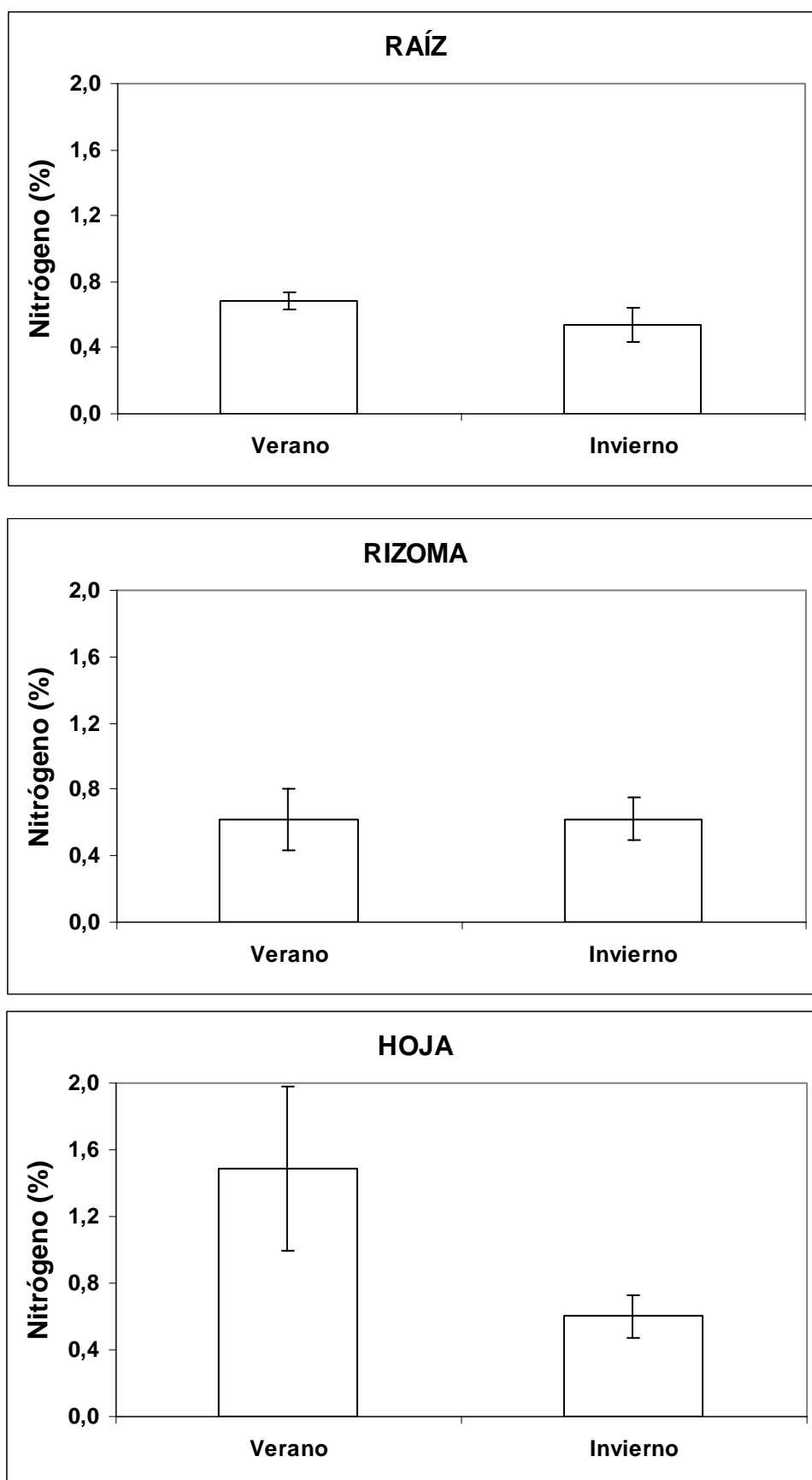


Figura 74. Concentración de nitrógeno en las distintas partes de la enea en dos momentos del año. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

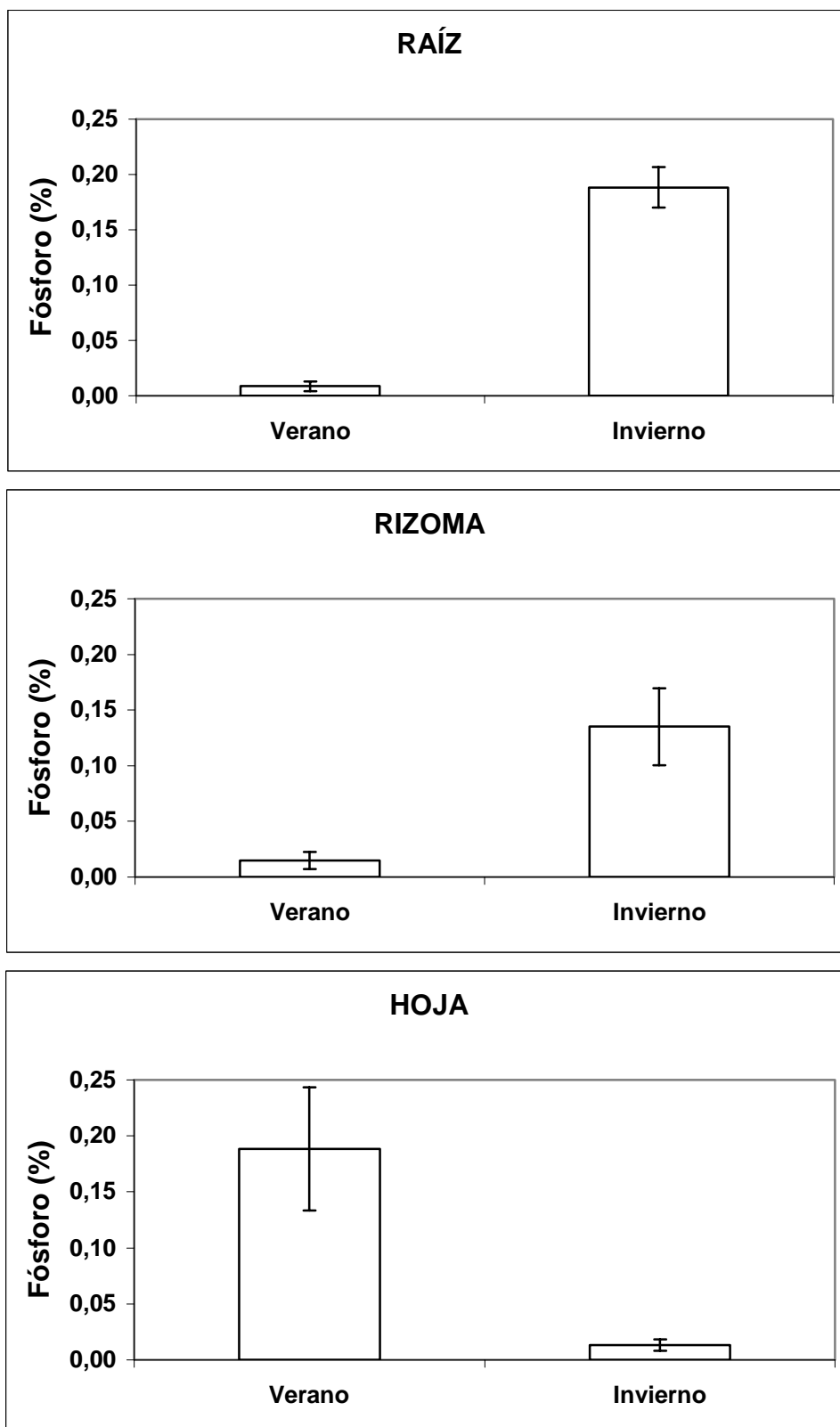


Figura 75. Concentración de fósforo en las distintas partes de la enea en dos momentos del año. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

Comparando las concentraciones de los distintos elementos en las distintas partes de cada planta, tenemos que las mayores diferencias tienen lugar para el carbono. En este elemento, hay diferencias estadísticamente significativas entre todas las partes de carrizo y enea y de carrizo y enea; no sucede lo mismo entre carrizo y masiega, en los cuales sólo hay diferencias significativas en la hoja (tabla 9). Respecto al nitrógeno, la masiega y la enea no presentan diferencias significativas y sí las hay entre carrizo y masiega en raíz y hoja, y entre carrizo y enea, en raíz (tabla 9). Finalmente, no apreciamos diferencias estadísticamente significativas entre las especies en el caso del fósforo (tabla 9).

Tabla 9. Comparaciones de los contenidos nutritivos en las distintas partes de las distintas especies. Se han usado conjuntamente los datos de verano e invierno. "Test" no paramétrico de la U de Mann-Whitney, ns: $p > 0,05$.

	Carbono		
	Raíz	Rizoma	Hoja
Carrizo-Masiega	ns	ns	0,00001
Carrizo-Enea	0,012	0,01	0,023
Masiega-Enea	0,015	0,01	0,0005
	Nitrógeno		
	Raíz	Rizoma	Hoja
Carrizo-Masiega	0,00003	ns	0,027
Carrizo-Enea	0,00001	ns	ns
Masiega-Enea	ns	ns	ns
	Fósforo		
	Raíz	Rizoma	Hoja
Carrizo-Masiega	ns	ns	ns
Carrizo-Enea	ns	ns	ns
Masiega-Enea	ns	ns	ns

El contenido en nutrientes de los helófitos se ha mencionado como un buen indicador de la variabilidad interanual, a corto plazo, de las poblaciones (Whigham *et al.*, 2002), mucho mejor que la biomasa o la producción primaria. En Las Tablas, los escasos datos disponibles son insuficientes para pronunciarnos sobre este tema.

En peso, las relaciones C:N:P de las partes principales de las tres especies resultan muy variables (Fig. 76). En general, los rizomas son las estructuras que mayores cocientes C:N y C:P presentan, si bien el tallo de carrizo es el de mayor cociente C:N. La relación carbono:nitrógeno es más variable entre las

partes del carrizo que con respecto a la que tienen masiega y enea, mucho más similares entre sí y dentro de sí (es decir, entre sus distintas partes anatómicas); en promedio y en conjunto, oscila entre 30 y 100. La relación carbono:fósforo es también muy variable y, aunque de nuevo el carrizo presenta valores destacados, las diferencias entre unas y otras especies y entre las partes de las mismas ya no parecen tan acusadas, oscilando entre 1500 y 2500. Finalmente, la relación nitrógeno:fósforo alcanza los máximos en las raíces de las tres plantas, oscilando entre 15 y 60.

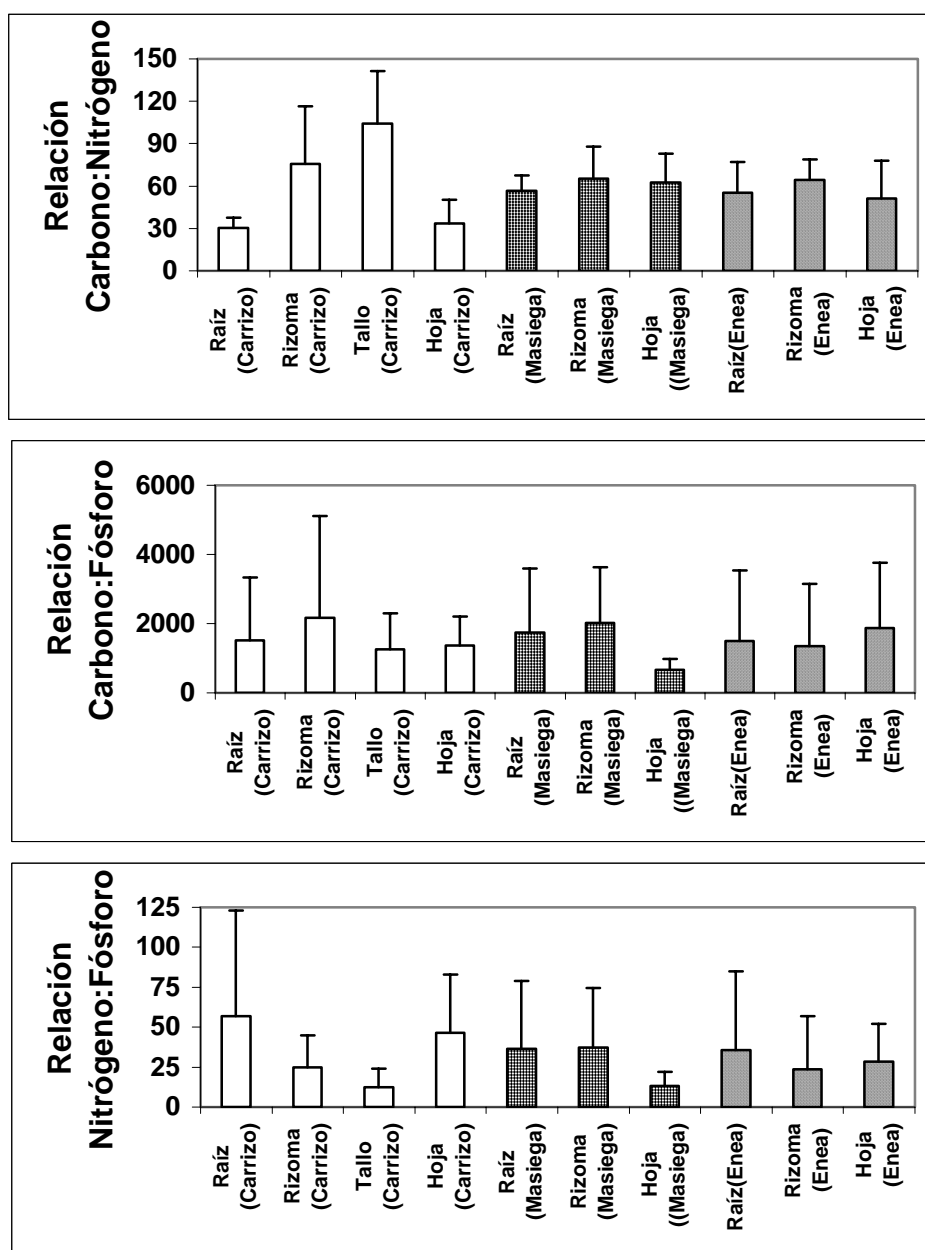


Figura 76. Promedios y desviaciones típicas de las relaciones nutritivas (en peso) en las distintas partes de las tres especies. Datos amalgamados de invierno y verano.

Cuando se comparan todos los cocientes nutritivos de cada parte de la planta para ver si hay diferencias entre especies, únicamente descubrimos diferencias estadísticamente significativas para la raíz en el cociente C:N ($p = 0,001$), tras ejecutar un análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis. El resto de la comparación de cocientes de las tres especies por partes de planta no dio resultado alguno estadísticamente significativo ($p > 0,05$).

En general, parece que las especies con cocientes tisulares nitrógeno:fósforo altos responden mejor a la fertilización del fósforo que aquéllas que tienen valores menores del cociente (Güsewell *et al.*, 1998). Si calculamos esos cocientes en hoja para la primavera en los tres helófitos, que es la época de mayor crecimiento, constatamos que el carrizo presenta un cociente promedio 19:1, la masiega uno 113:1 y la enea, uno 7:1. Según Güsewell *et al.* (2003), si los cocientes no superan la cifra de 20:1, resulta difícil aseverar si hay alguna deficiencia nutritiva. Así, siguiendo este criterio sólo la masiega parece ser deficiente en fósforo y ver limitado su crecimiento por ese elemento. De nuevo, sobre este tema también se carece de datos bibliográficos para la masiega europea. No obstante, Daoust & Childers (1993) dejan claramente establecido que la masiega americana, *Cladium jamaicense*, presenta unos cocientes nitrógeno:fósforo elevados y que su crecimiento está limitado por el fósforo, si bien su grado de afinidad por ese elemento es muy alto, lo cual le permite vivir en ambientes con muy poco fósforo.

IV.2.e. Descomposición

Durante los experimentos "in situ", la temperatura del agua osciló estacionalmente entre 5 y 28 °C; el oxígeno disuelto lo hizo entre 8 y 20 mg/L, con un descenso muy acusado al final de las pruebas; la conductividad varió en forma creciente desde 1200 a 1700 microS/cm y el pH resultó casi siempre ligeramente alcalino (7-8 unidades), si bien con unas cifras superiores a 9 a comienzos de 1999 (Fig. 77).

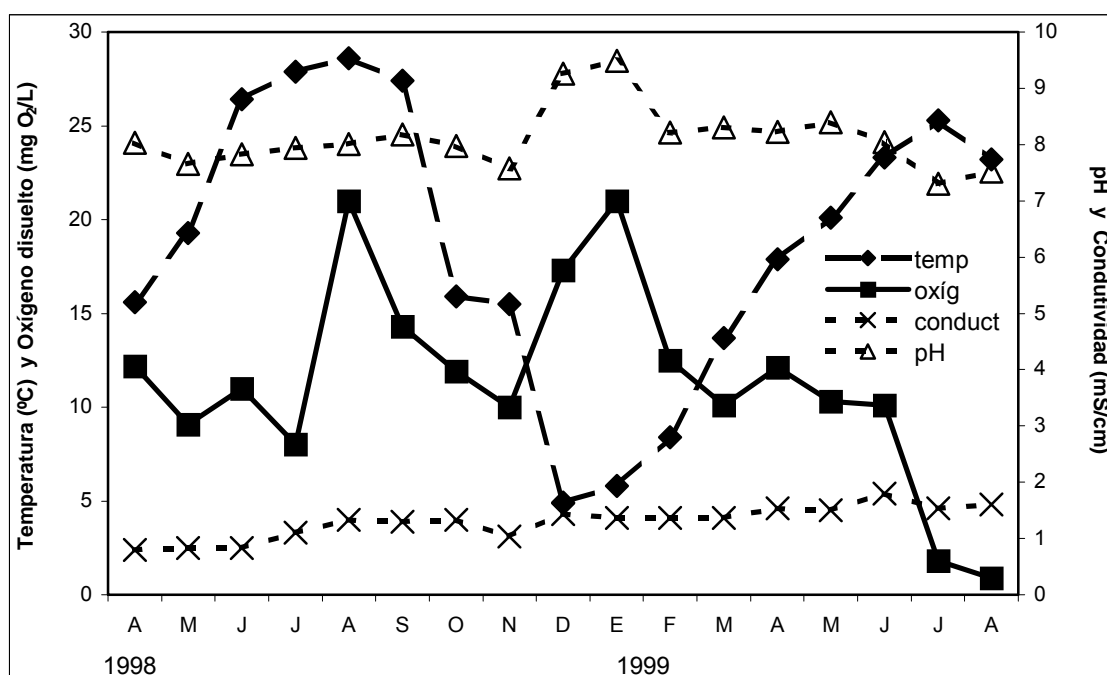


Figura 77. Datos físico-químicos del agua registrados en la zona de Molino de Molemochó durante el periodo de estudio.

La descomposición de ambas especies en Las Tablas de Daimiel es un proceso bastante lento (Figs. 78-81). Un año y medio después de su inicio, aún quedaba más de la mitad de la biomasa seca sin descomponer. El análisis de la covarianza, seguido del "test" de Tukey, indica que *Phragmites* y *Cladium* se descomponen a un ritmo sensiblemente parecido desde el punto de vista químico-microbiológico ($p = 0,126$), pero la descomposición total es ligeramente más lenta en el caso de la masiega; ($p = 0,033$). Contra lo que cabría esperar, la descomposición total no tiene lugar más rápidamente que la químico-microbiológica para cada especie individual (Figs. 79-80 por separado); el análisis de la covarianza aplicado a las regresiones, seguido de la prueba de Tukey, no sugiere diferencias estadísticamente significativas entre los tipos de descomposición para ambas especies ($p = 0,386$ y $p = 0,294$ para masiega y carrizo, respectivamente).

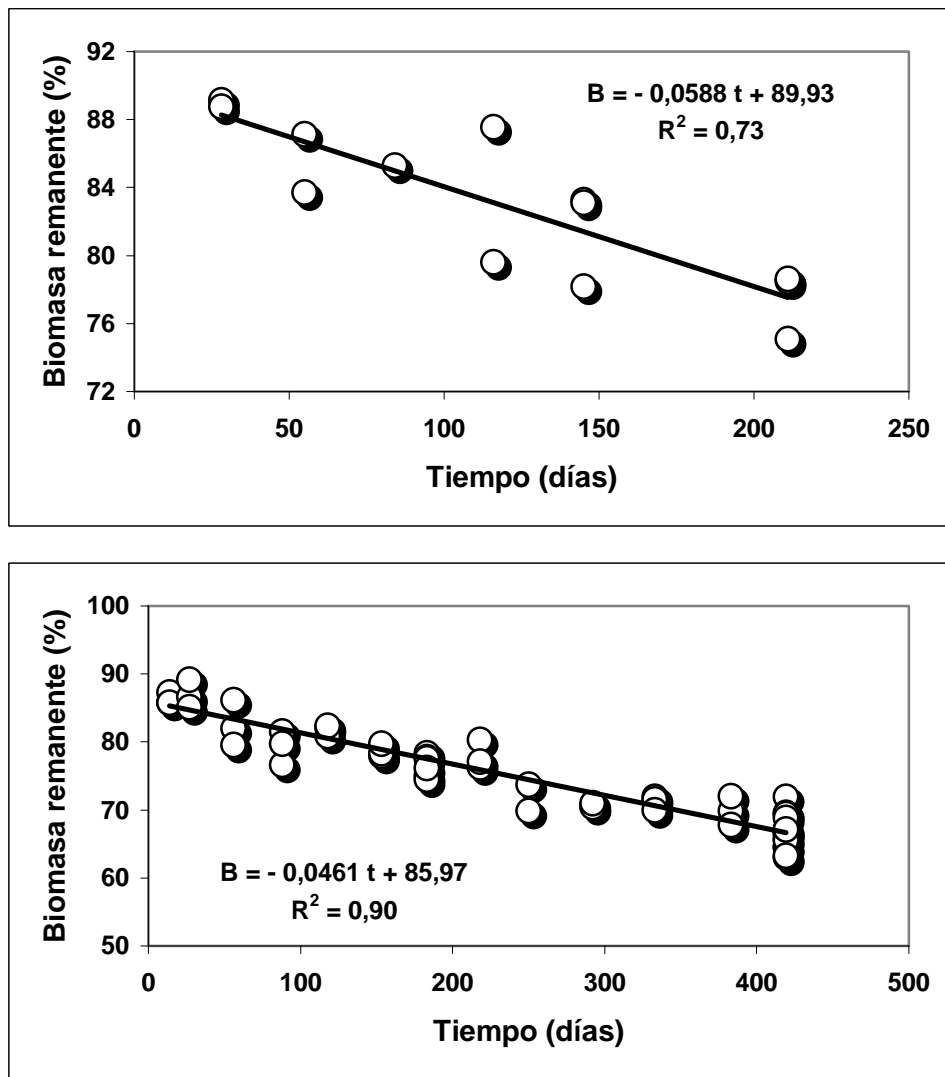


Figura 79. Descomposición total (bolsas perforadas, gráfico superior) y químico-microbiológica (bolsas enteras, gráfico inferior) de *Cladium mariscus* en Las Tablas de Daimiel, representada por el porcentaje de la biomasa original que subsiste en las bolsas a lo largo del tiempo. Se ha ajustado una regresión lineal frente al tiempo (en días) y calculado el coeficiente de determinación (R^2), que es en ambos casos estadísticamente significativo al nivel del 5%.

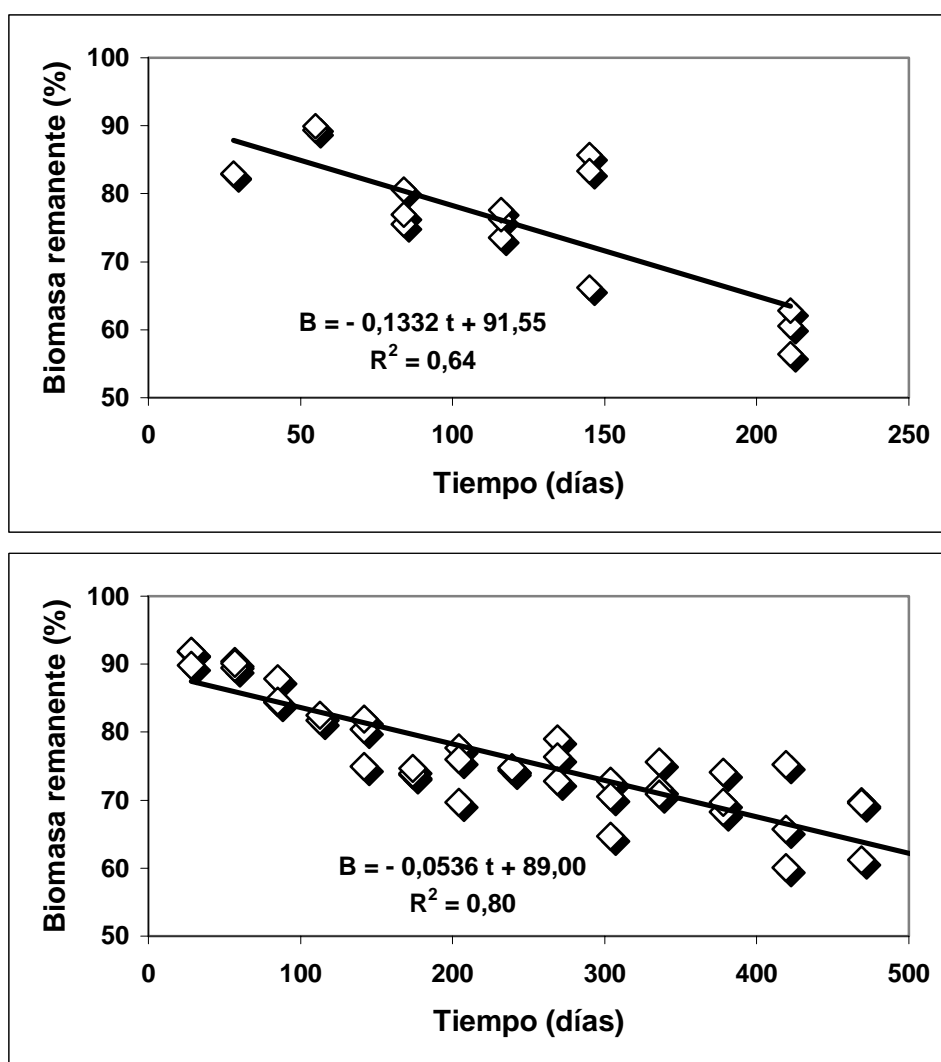


Figura 80. Descomposición total (bolsas perforadas, gráfico superior) y químico-microbiológica (bolsas enteras, gráfico inferior) de *Phragmites australis* en Las Tablas de Daimiel, representada por el porcentaje de la biomasa original que subsiste en las bolsas a lo largo del tiempo. Se ha ajustado una regresión lineal frente al tiempo (en días) y calculado el coeficiente de determinación (R^2), que es en ambos casos estadísticamente significativo al nivel del 5%.

Respecto a las tasas de descomposición de la materia vegetal, no se observaron diferencias estadísticamente significativas ("test" de Mann-Whitney, $p > 0,1$) en las tasas entre especies, ni tampoco entre tratamientos a base de bolsas enteras y bolsas perforadas ($p > 0,1$); es decir, la descomposición de la materia vegetal sucedió a un ritmo similar en ambas plantas y la intervención de los invertebrados en la descomposición resultó despreciable frente a la

actividad químico-microbiológica. Estos resultados apoyan los estimados más arriba con los análisis de la covarianza.

Finalizado el periodo de incubación de la hojarasca en cada experimento, las tasas medias de descomposición total (bolsas perforadas) tras siete meses fueron similares entre *C. mariscus* ($0,0022 \pm 0,0010 \text{ día}^{-1}$) y *P. australis* ($0,0029 \pm 0,0020 \text{ día}^{-1}$), lo cual concluimos usando el “test” estadístico de Mann-Whitney ($p > 0,1$). Esta similitud de las tasas de descomposición entre especies también se constató en la descomposición químico-microbiológica pasados 14 meses ($0,0019 \pm 0,001$ y $0,0016 \pm 0,001 \text{ día}^{-1}$, respectivamente). En general, las tasas no fueron constantes a lo largo de este estudio (Figs. 81-82).

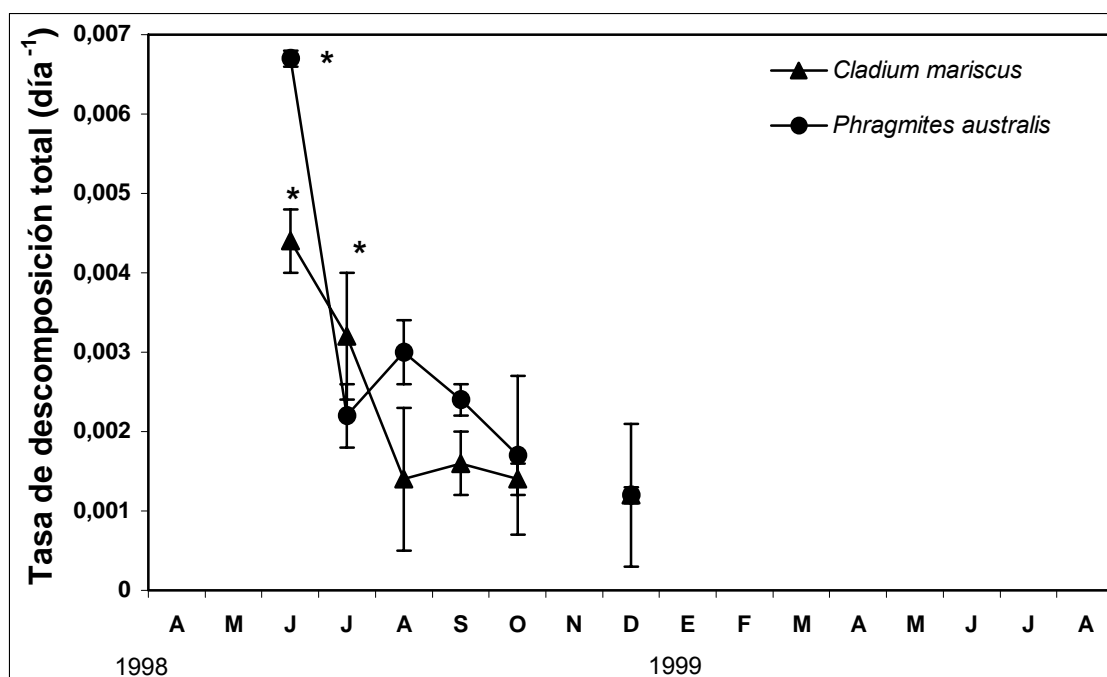


Figura 81. Tasa de descomposición total de la materia vegetal de los helófitos en bolsas de plástico perforadas (3 mm de poro). Las barras verticales son las desviaciones típicas obtenidas para cada fecha tras los análisis en tres réplicas. El asterisco indica una diferencia significativa (“test” de Mann-Whitney, $p \leq 0,05$) entre periodos de incubación consecutivos (promedios ± 1 desviación típica).

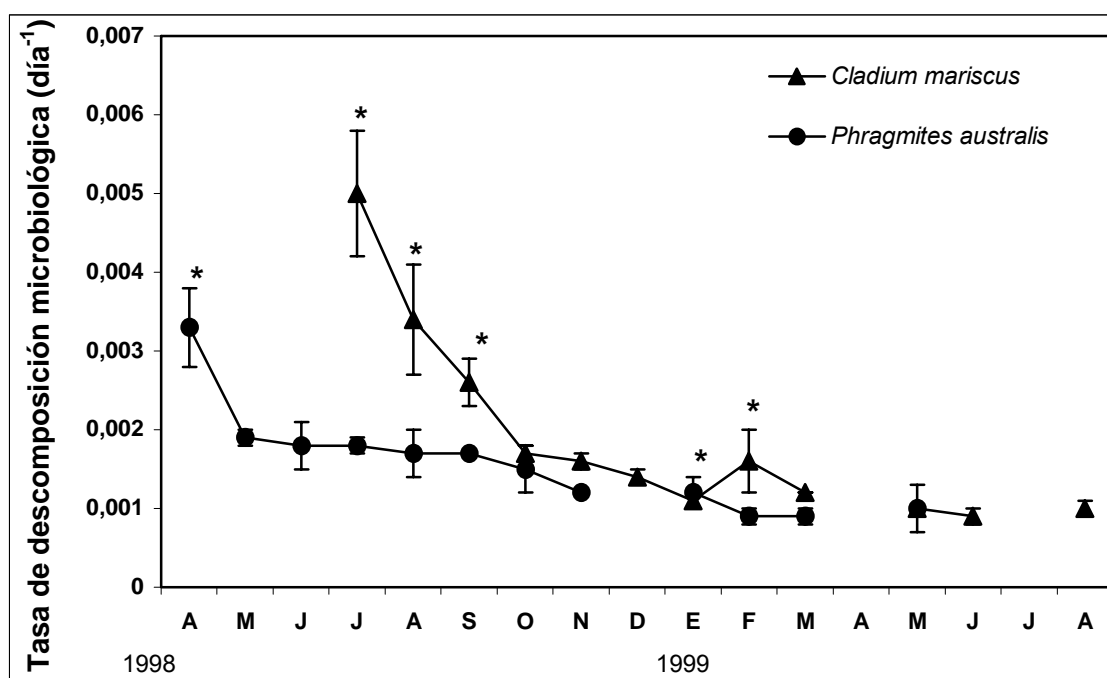


Figura 82. Tasa de descomposición químico-microbiológica de la materia vegetal de helófitos en bolsas de plástico enteras. Las barras verticales son las desviaciones típicas obtenidas para cada fecha tras los análisis en tres réplicas. El asterisco indica una diferencia significativa ("test" de Mann-Whitney, $p \leq 0,05$) entre periodos de incubación consecutivos (promedios ± 1 desviación típica).

En los dos experimentos de descomposición con bolsas cerradas, se pudo identificar por lo menos una fase inicial tras 28 días de experiencia, cuyas tasas -siempre superiores- fueron atribuidas al lavado ("leaching") de los compuestos vegetales solubles. Analizando esta fase inicial por separado, encontramos que las tasas de descomposición de la hojarasca en las bolsas perforadas fueron de $0,0044 \text{ día}^{-1}$ para *C. mariscus* y de $0,0067 \text{ día}^{-1}$ para *P. australis*; mientras que en las bolsas enteras las respectivas tasas fueron de $0,0050 \text{ día}^{-1}$ y $0,0033 \text{ día}^{-1}$. Relacionando el lavado total en las bolsas perforadas con el lavado químico-microbiológico en las bolsas enteras, se pudo establecer el siguiente patrón ("test" de Mann-Whitney, $p \leq 0,05$) para la pérdida de materia vegetal por lavado: *P. australis* (lavado total) > *C. mariscus* (lavado total) = *C. mariscus* (lavado químico-microbiológico) > *P. australis* (lavado químico-microbiológico).

Tampoco se registraron diferencias significativas para la liberación de nutrientes inorgánicos (nitrógeno y fósforo), con excepción de *P. australis* que liberó más fósforo ($p < 0,1$), tras 14 meses de descomposición microbiológica (bolsas enteras). Las tasas diarias medias de las pérdidas de nitrógeno y fósforo inorgánicos fueron unas 10 veces mayores que las registradas para las pérdidas de materia vegetal estructural: de $0,0205 \pm 0,0260$ y $0,0019 \pm 0,0023$ día⁻¹ para *C. mariscus*, y de $0,0225 \pm 0,0200$ y $0,0031 \pm 0,0034$ día⁻¹ para *P. australis*, respectivamente (Figs. 83-84).

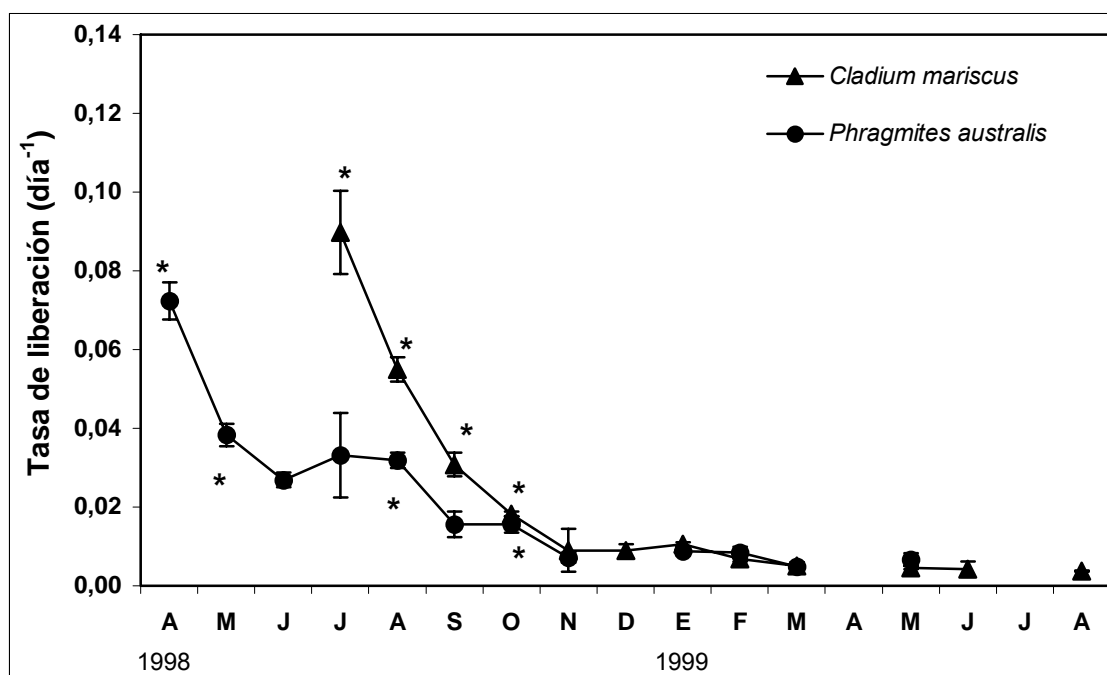


Figura 83. Tasa de liberación de nitrógeno inorgánico durante la descomposición químico-microbiológica de la materia vegetal de los helófitos (bolsas enteras). El asterisco indica una diferencia significativa ("test" de Mann-Whitney, $p \leq 0,05$) entre periodos de incubación consecutivos (promedios ± 1 desviación típica).

En el experimento de descomposición químico-microbiológica con las bolsas enteras, también se pudo identificar una fase inicial de lavado de los nutrientes (28 días) con tasas de liberación de nitrógeno y fósforo inorgánicos significativamente más altas ("test" de Mann-Whitney, $p \leq 0,05$): $0,09$ y $0,08$ día⁻¹ para *C. mariscus* y $0,07$ y $0,13$ día⁻¹ para *P. australis*, respectivamente (Figs. 83-84).

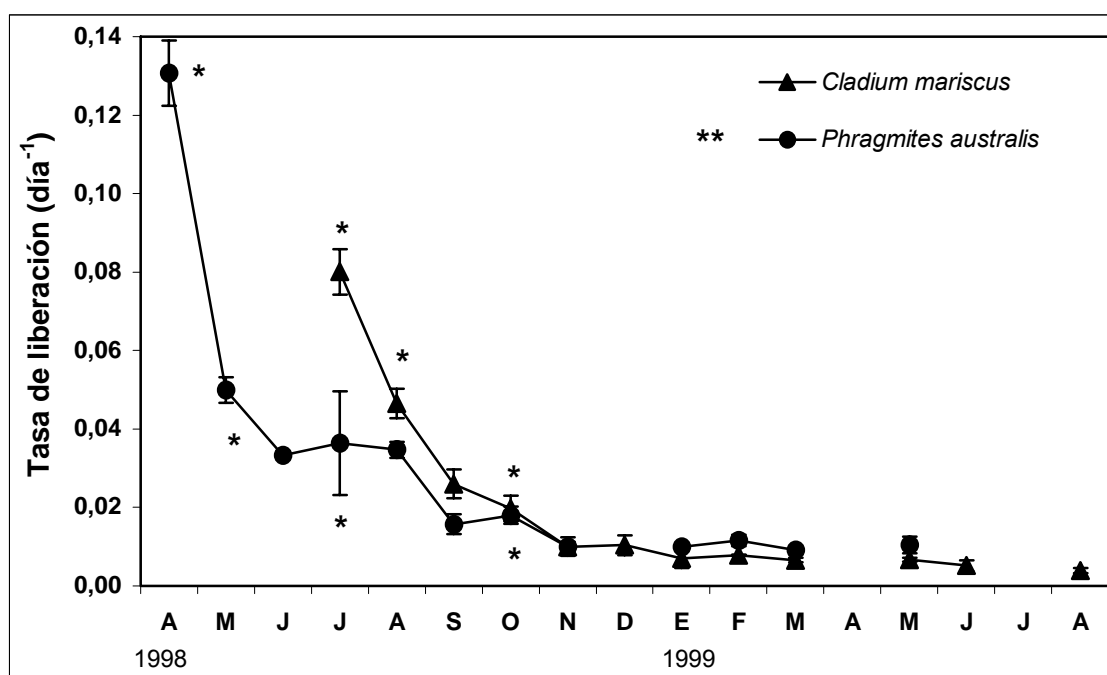


Figura 84. Tasa de liberación de fósforo inorgánico durante la descomposición químico-microbiológica de la materia vegetal de helófitos (bolsas enteras). El asterisco indica una diferencia significativa ("test" de Mann-Whitney, $p \leq 0,05$) entre periodos de incubación consecutivos, mientras que los dos asteriscos señalan una diferencia significativa ("test" de Mann-Whitney, $p < 0,1$) entre especies (promedios ± 1 desviación típica).

No hemos encontrado ninguna correlación significativa referida a características físico-químicas del agua del humedal (temperatura, oxígeno disuelto, conductividad y pH) que explicara la variabilidad de las tasas de descomposición de la materia total ni de la liberación de nutrientes inorgánicos en cada especie.

Globalmente consideradas, las variaciones anuales de temperatura no tuvieron una influencia decisiva sobre la actividad microbiana descomponedora, a diferencia de lo que se ha referido en experimentos realizados en otras zonas geográficas en los cuales las diferencias térmicas son más acusadas (Windham, 2001). Esto no quiere decir que en momentos concretos no hubiera efecto de la temperatura sobre las tasas de descomposición, pero -dado que el estudio se llevó a cabo con tomas mensuales de muestras y que la variabilidad diaria de la temperatura en el humedal es muy notable (Alvarez Cobelas, datos inéditos)- es probable que plazos tan largos promediaran las tasas, impidiendo

que éstas reflejen las oscilaciones térmicas estacionales. Tampoco tuvieron influencia significativa sobre dicha actividad las variables químicas del agua medidas "in situ" a lo largo de la experiencia, lo cual contrasta con lo referido en la bibliografía (Vymazal, 1995; Webster & Benfield, 1986), pero aquí de nuevo puede argüirse el efecto integrador del tiempo transcurrido entre muestreos sobre la calidad del agua presente en las bolsas enteras. Además, las tasas de descomposición van cambiando también en relación con los cambios en la calidad del material (Heal *et al.*, 1999); es decir, el efecto endógeno tendría mucha más influencia sobre las tasas que el exógeno.

Nuestro estudio no detecta diferencia significativa entre las tasas diarias medias de la descomposición total (bolsas perforadas) y las del proceso estrictamente químico-microbiológico (bolsas enteras) para ambas especies, como se deduce de la aplicación de la prueba de Mann-Whitney. Este resultado representa una prueba en contra del posible establecimiento de un ambiente artificial dentro de las bolsas enteras. También descarta la influencia determinante de los invertebrados en la destrucción de la hojarasca, lo cual no es de extrañar a la vista de la escasa biomasa de invertebrados bentónicos presente en el humedal (Casado *et al.*, 1996).

La descomposición inicial de *C. mariscus* en ambos experimentos, más lenta y pausada inicialmente, sugiere una mayor resistencia de su hojarasca al lavado y a la actividad biológica. La descomposición inicial de *P. australis*, mucho más alta en las bolsas perforadas tras 28 días de incubación, probablemente se debiera a un intenso lavado favorecido por una mayor actividad de los invertebrados. Para explicar las diferencias entre los resultados de sus descomposiciones total y químico-microbiológica, podemos establecer la siguiente hipótesis: las menores tasas químico-microbiológicas podrían reflejar una inmadurez de la comunidad bacteriana en el agua local utilizada para llenar todas las bolsas del experimento de este helófito en abril de 1998. Esta hipótesis se basa en el estudio del plancton local realizado por Ortega Mayagoitia (2001), quien detectó una mayor densidad y/o diversidad de bacterias y de zooplancton (ciliados, rotíferos y copépodos) durante los meses de verano a otoño en el molino de Molemochó. Hay que tener en cuenta que el

proceso natural de senescencia de la parte aérea de *P. australis* (planta con tallos anuales) se inicia en otoño, al igual que para gran parte de las hojas y eje floral de *C. mariscus* (planta con hojas verdes durante todo el año). Los máximos posteriores de liberación de nutrientes durante la descomposición químico-microbiológica coinciden con las estaciones climáticas de un mayor predominio de ciliados, rotíferos y copépodos.

Los resultados de otros estudios de descomposición de helófitos dan una idea de la amplia variedad de tasas diarias que se puede obtener, incluso para las mismas especies. Esta variabilidad puede reflejar la gran diversidad de métodos empleados y/o el estado trófico del humedal estudiado. Para *Cladium jamaicense*, especie afín a *C. mariscus*, los valores pueden variar de 0,0004 día⁻¹ (Newman *et al.*, 2001) a 0,0009 día⁻¹ (Davis, 1991) en distintas zonas oligotróficas de los Everglades de Florida, mientras que las tasas diarias para *P. australis* pueden oscilar entre 0,0034 día⁻¹ en los humedales eutróficos del sur de Francia (Ibañez *et al.*, 1999) y 0,0007 día⁻¹ en humedales oligotróficos de influencia marina en New Jersey, donde se utilizaron bolsas con 2 mm de poro (Windham, 2001). Nuestras tasas fueron similares a la cifra de 0,0016 día⁻¹ obtenida por Andersen (1978), pero menores que la de 0,0036 día⁻¹ obtenida por Mason & Bryant (1974) para *P. australis* en los Norfolk Broads británicos. De todos modos, hay que tener en cuenta que las tasas de descomposición varían también dependiendo de la parte de la planta de que se trate (Gessner, 2000), pues las hojas se descomponen más rápidamente que los tallos en razón a su menor contenido relativo en carbono lignificado. Para toda la planta las variaciones oscilan entre 0,0007 y 0,0036 día⁻¹, de acuerdo con los datos recopilados por Gessner (2000, tabla 4).

En España, otros experimentos de descomposición con carrizo fluvial han dado como resultado unas tasas incluso superiores en ambientes menos eutróficos que Las Tablas (0,0036-0,0046 día⁻¹; Menéndez *et al.*, 2001). En cualquier caso, se trata de cifras bastante inferiores a las de descomposición de otras plantas presentes en los humedales, como es el caso de los juncos de Doñana (Alvarez *et al.*, 2001).

Las bajas tasas de descomposición estimadas indican que, transcurrido un año, aún persiste alrededor de un 50% de la biomasa original por descomponer. Pero esto no es sorprendente. Con la masiega americana, a los tres años aún subsiste el 70% de la planta (Newman *et al.*, 2001).

Analizando por separado esa fase inicial de lavado sobre la materia vegetal, tras el primer mes, nuestros resultados para *C. mariscus* ($0,0044 \text{ día}^{-1}$) y *P. australis* ($0,0067 \text{ día}^{-1}$) son más altos que el valor registrado por Windham (2001) para la segunda especie ($0,002 \text{ día}^{-1}$) en un humedal oligotrófico norteamericano, pero mucho más bajos que el rango $0,077\text{-}0,054 \text{ día}^{-1}$ obtenido por Mason & Bryant (1974) para dicha especie en un ambiente eutrófico inglés. El lavado inicial contribuye considerablemente a la pérdida de la materia orgánica en el proceso de descomposición (Heal *et al.*, 1999), y suele ser mucho más intenso durante las primeras 24 horas (Webster & Benfield, 1986), con coeficientes de pérdidas de la biomasa seca inicial que pueden variar desde $0,16 \text{ día}^{-1}$ (Berrie, 1976), ó $0,22 - 0,51 \text{ día}^{-1}$ (Saunders, 1976), hasta más de $0,69 \text{ día}^{-1}$ (Vymazal, 1995). En un experimento corto de siete días, que se hizo para evaluar la importancia del lavado inicial en la descomposición (bolsas enteras; Ribeiro Orge, datos inéditos), las pérdidas de nitrógeno y fósforo para *C. mariscus* ($0,57$ y $0,55 \text{ día}^{-1}$, respectivamente) y *P. australis* ($0,41$ y $0,38 \text{ día}^{-1}$, respectivamente) fueron notablemente más altas que las registradas tras 28 días para *C. mariscus* ($0,09$ y $0,08 \text{ día}^{-1}$, respectivamente) y *P. australis* ($0,07$ y $0,13 \text{ día}^{-1}$, respectivamente), lo cual demuestra la importancia del intenso lavado de los compuestos solubles que precede la pérdida de la propia materia vegetal particulada.

Según informa la bibliografía, aunque los tejidos vegetales con altos contenidos de nitrógeno se descomponen más rápidamente, liberándolo al medio (Vymazal, 1995), nosotros no hemos constatado diferencias apreciables en la descomposición entre carrizo y masiega, a pesar de que la segunda contiene relativamente más nitrógeno que el primero (Ribeiro Orge, datos inéditos). Por otro lado, la tasa de descomposición se ha relacionado con la concentración de nitrógeno y fósforo en el tejido vegetal (Enríquez *et al.*, 1993); sin embargo, nuestros datos no sugieren tal cosa. Tampoco el hecho de ser un humedal

hipertrófico, con muchos nutrientes en el agua, favoreció la descomposición, a diferencia de lo que asegura algún autor (Polunin, 1982). Constatamos, por lo tanto, que en este humedal se produce un reciclado lento de la materia orgánica, quizá por el excesivo contenido de lignina en los helófitos.

Como conclusión, si asociamos los resultados de este estudio a los de otros paralelos en el humedal, constatamos que: 1º) el PNTD es un humedal muy somero en la mayor parte de su extensión (profundidad media: 0,90 m; Alvarez Cobelas, 1996); 2º) la producción vegetal de su vegetación emergente es muy alta (véase el Apartado IV.3.a); 3º) la sedimentación que sucede en él resulta muy elevada, pero mayoritariamente procede de materia orgánica vegetal (Sánchez Carrillo *et al.*, 2001); 4º) la concentración de nutrientes en el agua tiene un origen en buena parte autóctono (Sánchez Carrillo & Alvarez Cobelas, 2001); 5º) el cociente Carbono:Nitrógeno es similar en los sedimentos al presente en el carrizo (30-35:1 en peso; véase el Apartado IV.1) y 6º) los aportes hídricos actuales son insuficientes para el funcionamiento tradicional del humedal, que es el que ocurría hace 30 años (Álvarez Cobelas *et al.*, 2001). Todos estos hechos, unidos a la lenta descomposición de la vegetación que hemos comprobado en este trabajo, con *Phragmites* como el principal componente de la vegetación emergente en la actualidad (Alvarez Cobelas *et al.*, 2001), dan como resultado la respuesta ecológica actual del PNTD. Por lo tanto, las bajas tasas diarias de descomposición en *Cladium* y *Phragmites* indican un lento reciclado de la materia orgánica, lo que da lugar a la acumulación de biomasa vegetal, al aumento extraordinario de la sedimentación orgánica y al incremento de la eutrofia en el humedal de Las Tablas de Daimiel. Una gestión adecuada del Parque Nacional, pues, debería contemplar explícitamente la dinámica de la vegetación emergente, es decir, su crecimiento y su descomposición.

IV.2.f. Plasticidad fenotípica

El carrizo es la planta que aparentemente muestra más plasticidad fenotípica en cuanto a su altura, seguido de masiega y enea, pero en los tres casos las variaciones interespecíficas no son muy grandes (entre 0,12 y 0,19 de coeficiente de variación, Fig. 85); las diferencias entre carrizo y masiega no son estadísticamente significativas ("t" de Student, $p > 0,05$), pero sí lo son las existentes entre masiega y enea ($p < 0,05$).

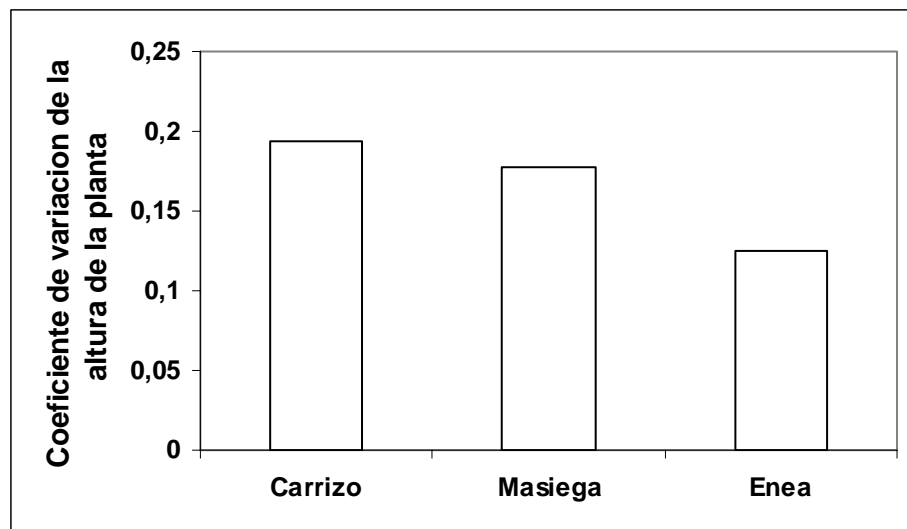


Figura 85. Coeficiente de variación de la altura de las plantas, medida en metros, de las tres especies de helófitos en Las Tablas de Daimiel. Se han usado únicamente los datos de las zonas donde crecía cada especie en las condiciones más óptimas.

Y lo mismo sucede en cuanto al peso de la inflorescencia: el carrizo es el más variable, seguido a mucha distancia de masiega y enea, siendo las diferencias interespecíficas mucho más acusadas y estadísticamente significativas (Fig. 86; $p < 0,05$, "test" de Mann-Whitney).

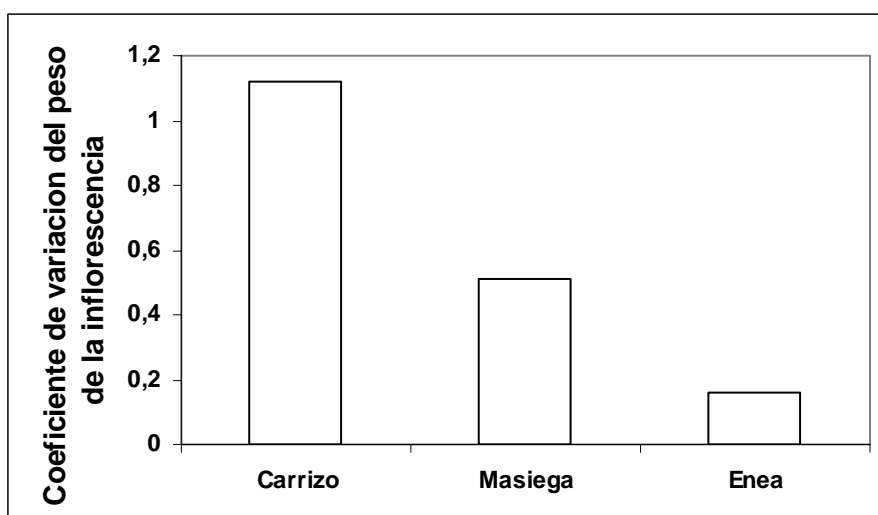


Figura 86. Coeficiente de variación del peso seco de la inflorescencia, que se midió en gramos, de las tres especies de helófitos en Las Tablas de Daimiel. Se han usado únicamente los datos de las zonas donde crecía cada especie en las condiciones más óptimas.

La plasticidad fenotípica del carrizo ha sido reconocida desde antiguo (Dykyjová & Kvet, 1978), pero nada se ha afirmado sobre la masiega. En cuanto a la enea, aunque no se menciona explícitamente, la plasticidad es implícita a los trabajos de McNaughton (1967) y Grace (1985, 1988). Clevering (1998) señala que la plasticidad de los helófitos les permite adaptarse a los cambios a corto plazo, pero puede hacerlo muy vulnerables a cambios ambientales irreversibles que tengan lugar a largo plazo, pues la dispersión procede básicamente de la reproducción asexual. Rolletschek *et al.* (1999) discuten la plasticidad fenotípica de dos clones adyacentes de carrizo, procedentes de un lago berlinés, en relación con los factores ambientales abióticos, la interacción de los cuales con sus características genéticas da lugar a estrategias ecofisiológicas divergentes. Vretare *et al.* (2001) han comprobado la gran plasticidad fenotípica del carrizo en sus adaptaciones a las oscilaciones del hidronivel, las cuales se plasman en variabilidades altas de las tasas de crecimiento, de la relación entre biomasa superficial y subterránea y de las longitudes del tallo. Nuestro estudio de la plasticidad es aún muy preliminar, pues no contempla la distribución espacial de esa plasticidad en Las Tablas. En su estado actual, únicamente permite aseverar que el carrizo es la planta más

plástica de las tres, seguida de la masiega. Los efectos que esta plasticidad pueda tener en la pervivencia futura de los distintos helófitos en el Parque Nacional están aún por explorar en relación con las posibilidades de dispersión a partir de semillas.

IV.3. ESCALA DE LAS MANCHAS MONOESPECÍFICAS

IV.3.a. Densidad, biomasa y su control, producción

Las densidades más altas en Las Tablas se deben al carrizo (Fig. 87), seguidas de la masiega y la enea a mucha distancia de él. Es cierto también que la variabilidad de la densidad del carrizo resulta muy elevada.

La densidad del carrizo en Las Tablas es muy superior a la presente en otros lagos y humedales. Así, Björk (1967) da rangos de 4-151 individuos/m² en ambientes daneses y suecos, mientras Ksenofontova (1988) ofrece 4-124 individuos/m² en los lagos de Estonia y Rolletschek *et al.* (1999) refieren 25-104 individuos/m² en lagos alemanes. Dykyjová & Kvet (1988) dan hasta 154 individuos/m² en los estanques de acuicultura checa.

Que yo sepa, no hay datos de densidad para la masiega europea. La densidad de la masiega americana de los Everglades de Florida es pequeña en los estudios preliminares de Steward & Ornes (1975), pues sólo asciende a 23,6 ± 2,4 individuos/m², y una cifra similar dan Miao & Sklar (1998): 20-30 individuos/m². Las densidades de la enea son muy variables: 82-218 individuos/m² en Arkansas (Grace, 1985) o 10-15 individuos/m² en los Everglades (Miao & Sklar, 1998).

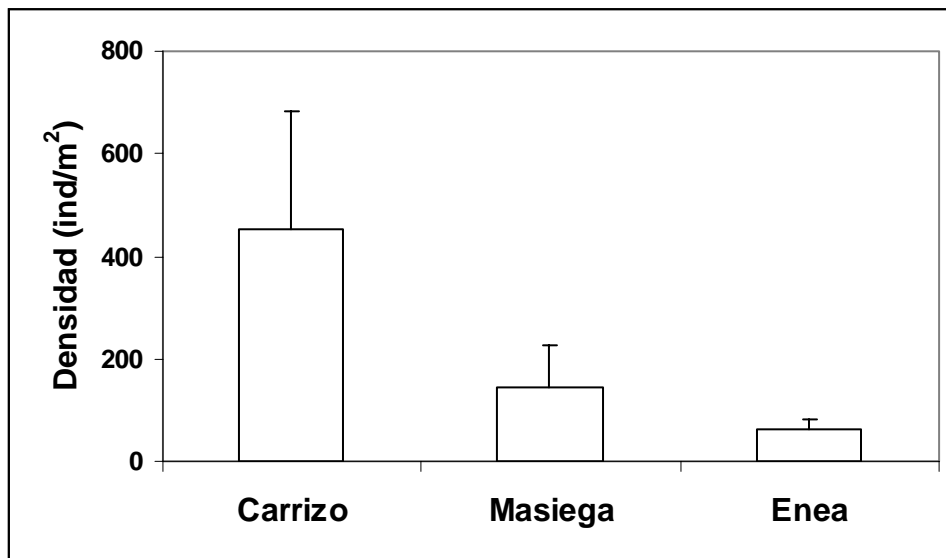


Figura 87. Promedio de densidad de las tres especies en el humedal. Datos estivales de 2001 y 2002. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

La relación entre longitud promedio y densidad de las plantas es inversa para carrizo y masiega y directa en la enea (Figs. 88-90), si bien la varianza explicada -aunque estadísticamente significativa ($p < 0,05$)- no sea demasiado elevada. Relacionada indirectamente con esto, porque hay una relación entre longitud y biomasa individual (véase el Apartado IV.2.c), está la regla del autoadelgazamiento (*self-thinning rule*, Yoda *et al.*, 1963), por la cual la mayor densidad de una población propende a que los individuos que la conforman sean más delgados y la biomasa que generan sea menor. En humedales, esta regla tiene un efecto patente sobre la ventilación radicular del carrizo, pues si los tallos son más finos, hay más ventilación radicular por unidad de superficie (Rolletschek *et al.*, 1999). Sin embargo, ni carrizo ni masiega cumplen la regla en Las Tablas y la enea muestra la tendencia opuesta, es decir, la biomasa aumenta con la densidad ($R^2 = 0,57$, $n = 15$, $p < 0,05$).

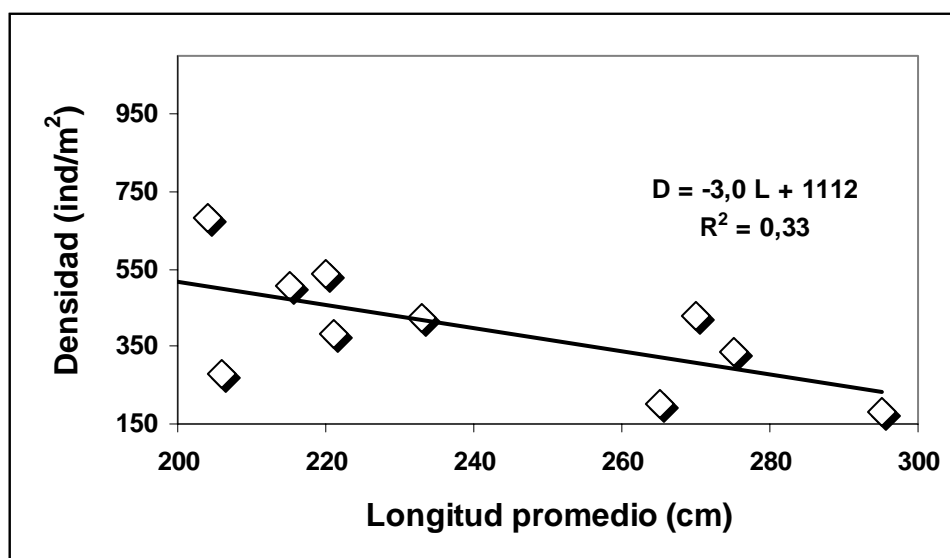


Figura 88. Relación entre la longitud promedio del carrizo y su densidad. Datos estivales de 2001 y 2002.

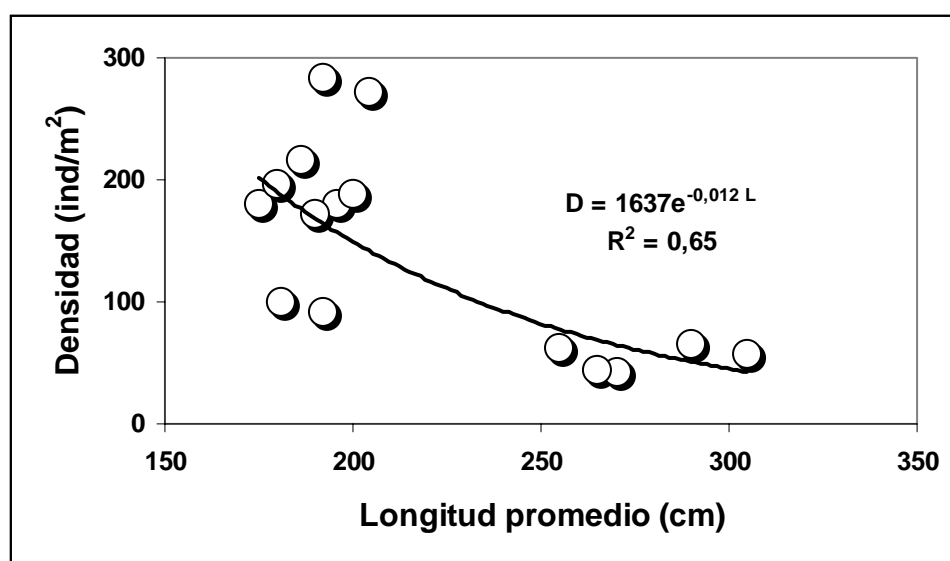


Figura 89. Relación entre la longitud promedio de la masiega y su densidad. Datos estivales de 2001 y 2002.

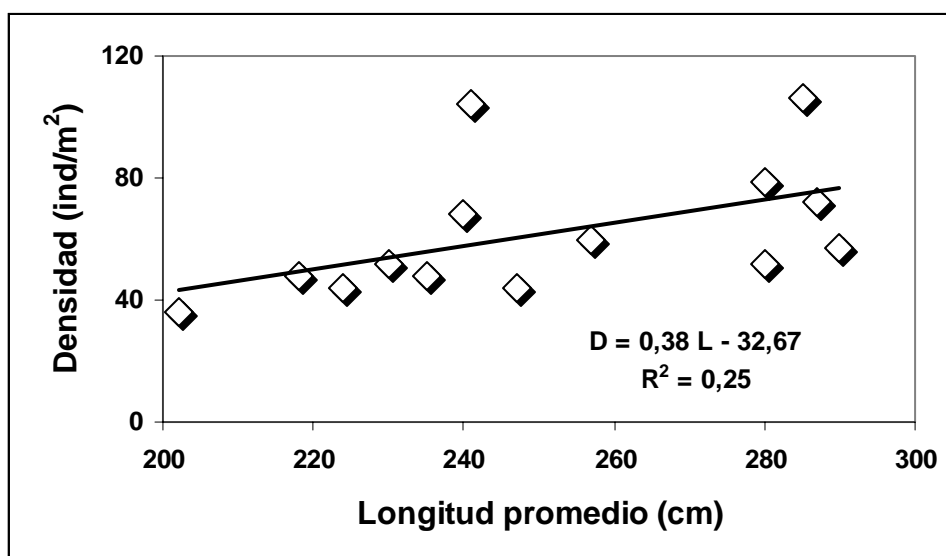


Figura 90. Relación entre la longitud promedio de la enea y su densidad. Datos estivales de 2001 y 2002.

La producción neta en el invernadero, tanto aérea como subterránea, fue superior para la enea, seguida del carrizo y la masiega (Fig. 91). La producción subterránea fue inferior a la aérea, pero aquella pudo verse limitada por la escasa profundidad de las bandejas de cultivo.

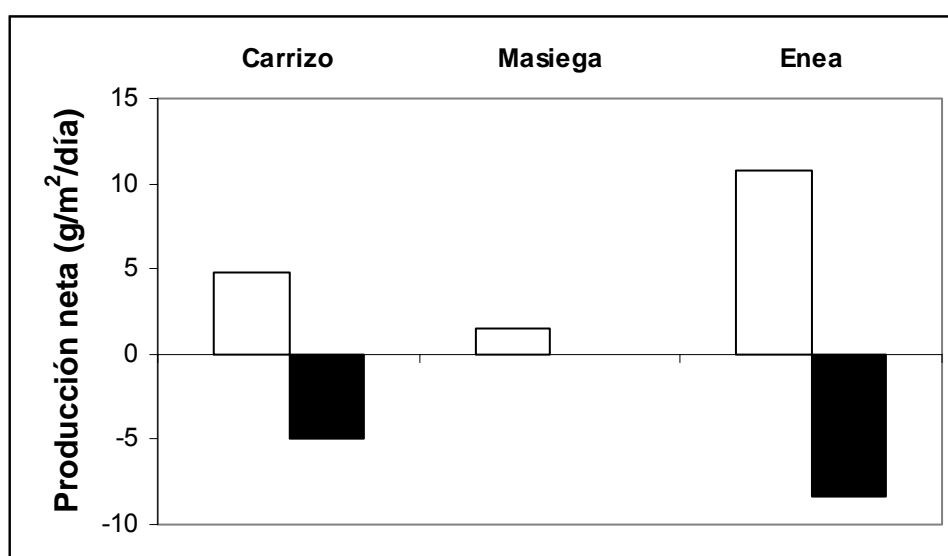


Figura 91. Producción neta de las tres especies en el invernadero. Las barras en negro indican la producción de raíces y rizomas. Para la masiega esta producción no se midió.

Parece haber más carrizo a la entrada del Parque Nacional, en el extremo NE, que es por donde entra el agua del río Gigüela (Fig. 92-94). La biomasa de carrizo en 2000 parece superior a la de los años sucesivos, pues en peso seco se tuvieron $4,02 \pm 1,76$, $2,74 \pm 1,18$ y $3,26 \pm 1,50$ kg/m² para los años 2000, 2001 y 2002, respectivamente. La biomasa de la raíces y rizomas del carrizo fue superior a la de la parte aérea ($4,03 \pm 1,00$ vs $3,26 \pm 1,50$ kg/m²).

La extensa cantidad de datos de biomasa del carrizo que ofrece Vymazal (1985) oscila entre 0,18 (Finlandia) y 6,33 kg/m² (Sudáfrica). En los humedales del norte de Marruecos llega a 5,27 kg/m² (Ennabili *et al.*, 1998), mientras que en los estanques de acuicultura checos alcanza los 3,5 kg/m² (Dykyjová & Kvet, 1978). Las cifras nórdicas son muy inferiores a las de Las Tablas (Björk, 1967; Ksenofontova, 1988). Aunque en Las Tablas, parece haber dominancia de la biomasa subterránea sobre la aérea, en otros estudios los resultados son muy divergentes (Vymazal, 1995), incluso para el mismo humedal (Dykyjová & Kvet, 1978).

Comparando la producción aérea del carrizo en invernadero y campo, en éste último es cuatro veces superior (5 vs 19 g/m²/día) y lo mismo sucede con la producción subterránea (5 vs 26 g/m²/día). Los datos de Vymazal (1995) permiten sugerir producciones de 0,08-27,93 g/m²/día desde Finlandia a la India. Los datos de Las Tablas, pues, están entre los más altos de los registrados, aunque lejos de los datos hindúes.

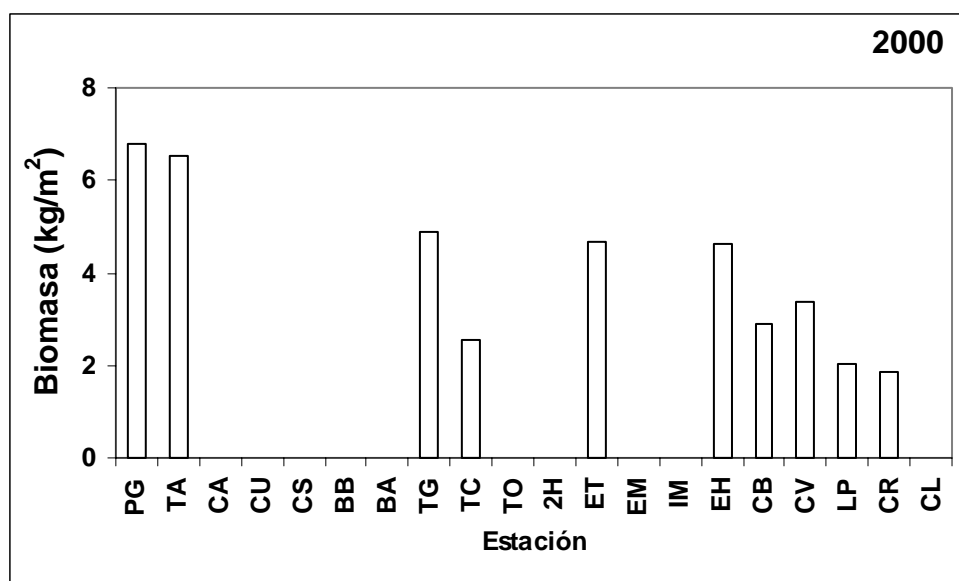


Figura 92. Biomasa estival aérea del carrizo en el año 2000 (en peso seco). PG: Patagallina, TA: Tabla de Algeciras, CA: Casablanca, CU: Puesto del Cura, CS: Cortafuegos Sevillana, BB: Barrancos de Barberías, BA: Cortafuegos de Bauti, TG: Tabla del General, TC: Tabla de la Cuadra, TO: Cortafuego de la Torre del Observatorio, 2H: Segundo "Hide", ET: El Tablazo, EM: Embarcadero, IM: Isla del Maturro, EH: El Hito, CB: Casillas de Benito, CV: Canal Viejo del Guadiana, LP: Los Pesebres, CR: Casillas de Ricardo, CL: Cachón de la Leona.

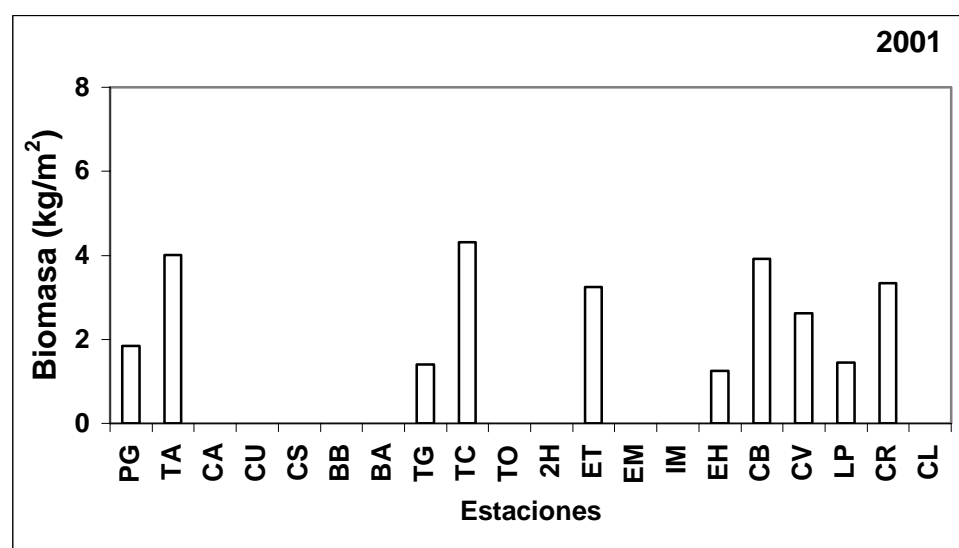


Figura 93. Biomasa seca aérea del carrizo en el verano del año 2001. PG: Patagallina, TA: Tabla de Algeciras, CA: Casablanca, CU: Puesto del Cura, CS: Cortafuegos Sevillana, BB: Barrancos de Barberías, BA: Cortafuegos de Bauti, TG: Tabla del General, TC: Tabla de la Cuadra, TO: Cortafuego de la Torre del Observatorio, 2H: Segundo "Hide", ET: El Tablazo, EM: Embarcadero, IM: Isla del Maturro, EH: El Hito, CB: Casillas de Benito, CV: Canal Viejo del Guadiana, LP: Los Pesebres, CR: Casillas de Ricardo, CL: Cachón de la Leona.

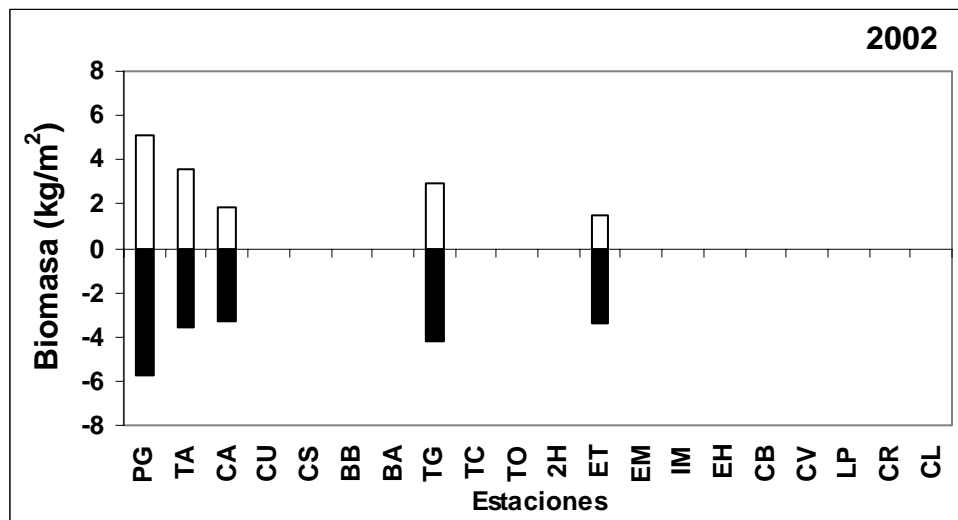


Figura 94. Biomasa aérea y subterránea del carrizo en el verano del año 2002 (en peso seco). PG: Patagallina, TA: Tabla de Algeciras, CA: Casablanca, CU: Puesto del Cura, CS: Cortafuegos Sevillana, BB: Barrancos de Barberías, BA: Cortafuegos de Bauti, TG: Tabla del General, TC: Tabla de la Cuadra, TO: Cortafuego de la Torre del Observatorio, 2H: Segundo "Hide", ET: El Tablazo, EM: Embarcadero, IM: Isla del Maturro, EH: El Hito, CB: Casillas de Benito, CV: Canal Viejo del Guadiana, LP: Los Pesebres, CR: Casillas de Ricardo, CL: Cachón de la Leona.

La biomasa del carrizo pudo verse controlada parcialmente por la variabilidad del hidronivel (Fig. 95), pero también por el hidronivel promedio del año precedente (Fig.96). Desde los antiguos estudios de Hürlimann (1951), Björk (1967) y Hejny (1971) se reconoce que el carrizo se ha adaptado para explotar las variaciones en el hidronivel, pero esta es la primera ocasión donde se comprueba cuantitativamente. Además, la respuesta desfasada en el tiempo -que también se comprobará con la cobertura (véase el Apartado IV.4.e)- introduce una complejidad adicional en las relaciones entre esta especie y el ambiente abiótico.

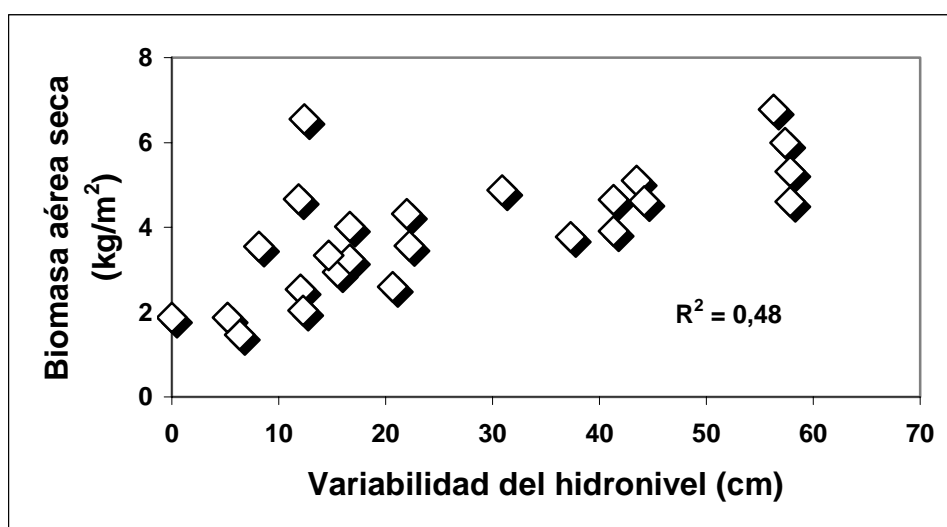


Figura 95. Relación entre la biomasa aérea seca del carrizo y la variabilidad del hidronivel. La correlación es estadísticamente significativa al nivel del 0,05.

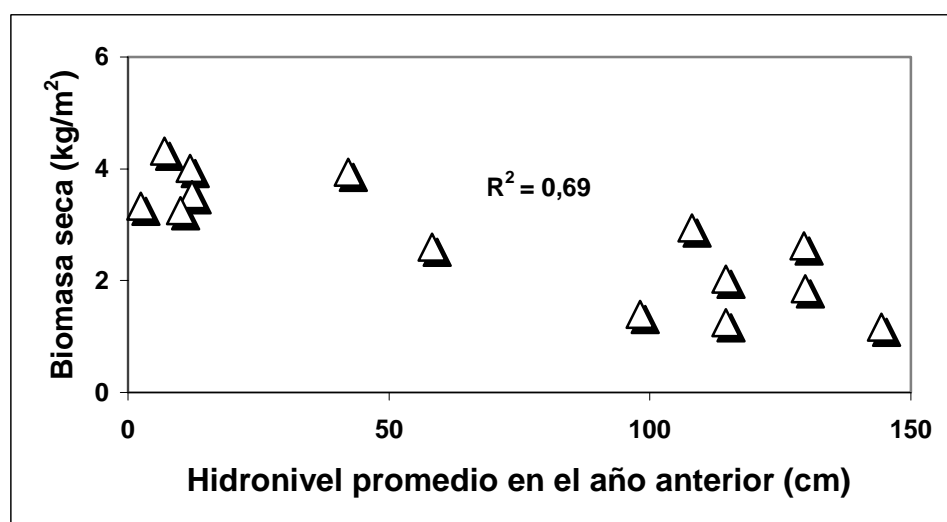


Figura 96. Relación entre la biomasa aérea seca del carrizo y el hidronivel promedio del año precedente. La correlación es estadísticamente significativa al nivel del 0,05.

La masiega alcanzó mayores biomásas en las tablas centrales del humedal, lugar tradicional donde siempre ha tenido sus poblaciones más vivaces (véase el Apartado IV.4.b). En 2001 y 2002 mostró más biomasa (en peso seco) que en 2000 ($2,16 \pm 0,68$, $4,78 \pm 1,67$ y $4,69 \pm 2,19$ kg/m², Figs. 97-99), lo cual pudo deberse a una inundación más favorable en el año precedente (véase el

Apartado IV.4.c para el efecto del desfase en la producción de masiega). La biomasa subterránea fue inferior a la aérea (Fig. 99; $2,26 \pm 2,26$ vs $4,69 \pm 2,19$ kg/m²), es decir, están en la relación 1:2. La producción de masiega en el campo varió entre 4,32 y 9,52 g/m²/día y fue superior a la del invernadero (2 g/m²/día).

Se carece de datos previos de biomasa y producción para la masiega europea. La biomasa aérea de la masiega americana es muy variable ($1,13 \pm 0,11$ kg/m², Steward & Ornes (1975); 0,98-1,96 kg/m², Miao & Sklar, 1998; 1,16-3,20 kg/m², Chiang *et al.*, 2000; 0,40-1,0 kg/m², Vymazal, 1995). En invernadero, la relación entre biomasa aérea y biomasa subterránea de la masiega americana es de 4-6:1 (Lorenzen *et al.*, 2001). La producción en el campo de la masiega americana asciende a 15,34 g/m²/día (Porter, 1967), es decir, resulta de dos a cuatro veces superior a la registrada por nosotros. Otras estimaciones sugieren valores en el rango de Las Tablas, registrados también en Florida: 2,97-7,51 g/m²/día (Vymazal, 1995).

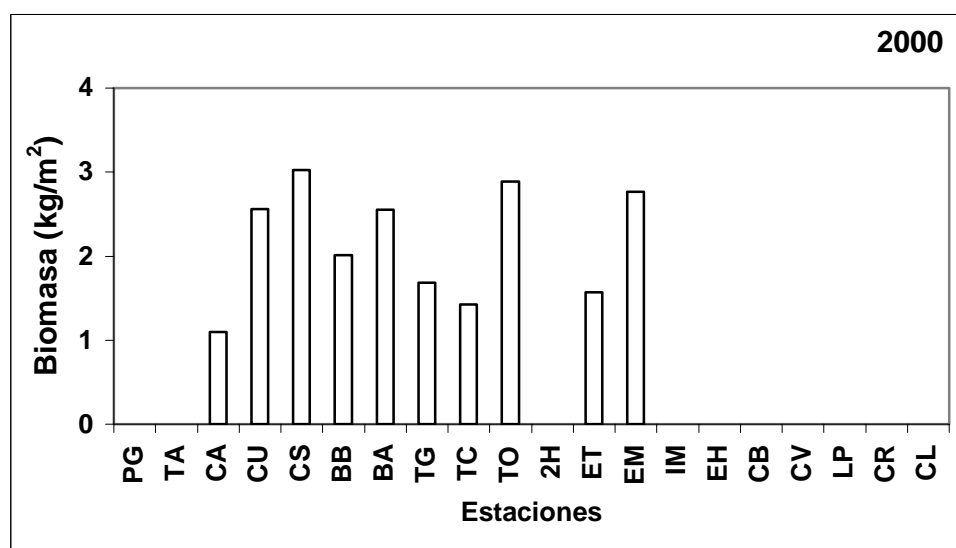


Figura 97. Biomasa estival aérea de la masiega en el año 2000 (en peso seco). PG: Patagallina, TA: Tabla de Algeciras, CA: Casablanca, CU: Puesto del Cura, CS: Cortafuegos Sevillana, BB: Barrancos de Barberías, BA: Cortafuegos de Bauti, TG: Tabla del General, TC: Tabla de la Cuadra, TO: Cortafuego de la Torre del Observatorio, 2H: Segundo "Hide", ET: El Tablazo, EM: Embarcadero, IM: Isla del Maturro, EH: El Hito, CB: Casillas de Benito, CV: Canal Viejo del Guadiana, LP: Los Pesebres, CR: Casillas de Ricardo, CL: Cachón de la Leona.

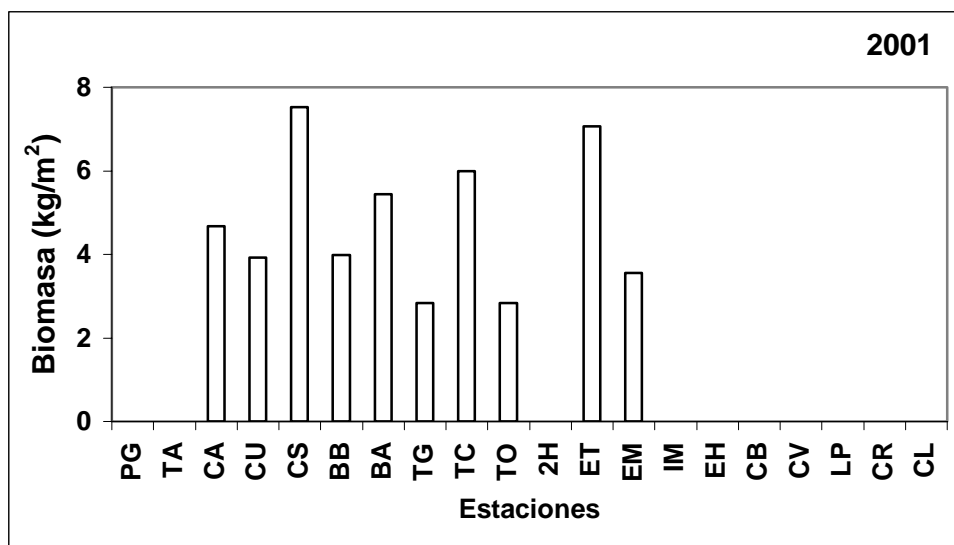


Figura 98. Biomasa estival aérea de la masiega en el año 2001 (en peso seco). PG: Patagallina, TA: Tabla de Algeciras, CA: Casablanca, CU: Puesto del Cura, CS: Cortafuegos Sevillana, BB: Barrancos de Barberías, BA: Cortafuegos de Bauti, TG: Tabla del General, TC: Tabla de la Cuadra, TO: Cortafuego de la Torre del Observatorio, 2H: Segundo "Hide", ET: El Tablazo, EM: Embarcadero, IM: Isla del Maturro, EH: El Hito, CB: Casillas de Benito, CV: Canal Viejo del Guadiana, LP: Los Pesebres, CR: Casillas de Ricardo, CL: Cachón de la Leona.

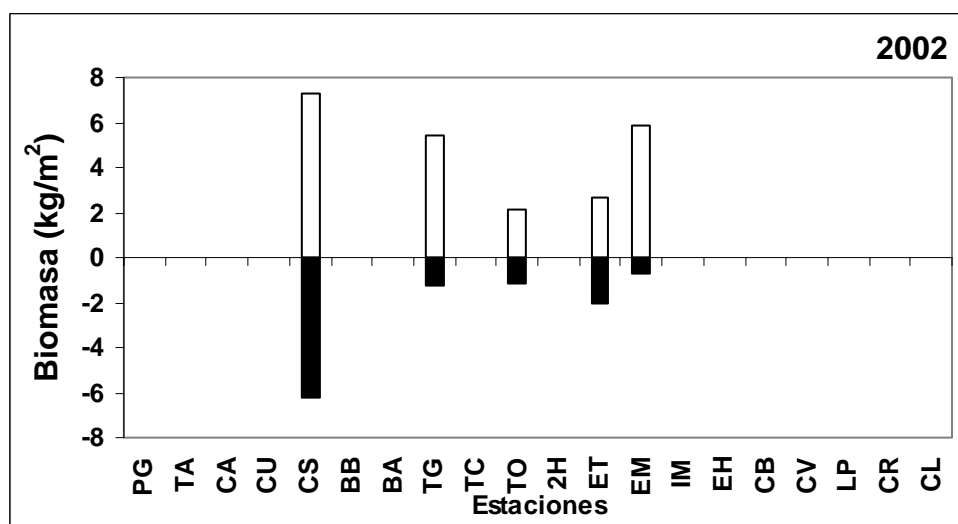


Figura 99. Biomasa estival aérea y subterránea de la masiega en el año 2002. PG: Patagallina, TA: Tabla de Algeciras, CA: Casablanca, CU: Puesto del Cura, CS: Cortafuegos Sevillana, BB: Barrancos de Barberías, BA: Cortafuegos de Bauti, TG: Tabla del General, TC: Tabla de la Cuadra, TO: Cortafuego de la Torre del Observatorio, 2H: Segundo "Hide", ET: El Tablazo, EM: Embarcadero, IM: Isla del Maturro, EH: El Hito, CB: Casillas de Benito, CV: Canal Viejo del Guadiana, LP: Los Pesebres, CR: Casillas de Ricardo, CL: Cachón de la Leona.

El hidronivel parece controlar el desarrollo de la biomasa de la masiega, pero hasta cierto límite, por encima del cual un aumento del hidronivel ya no la beneficia (Fig. 100). Aunque la varianza explicada no sea alta, hay una relación inversa entre el fósforo sedimentario y la biomasa de masiega (Fig. 101). Y por último, el hidronivel promedio del año precedente muestra una relación intermedia con la biomasa de masiega, pues los máximos de biomasa se tienen en hidroniveles intermedios (Fig. 102). Aunque no haya trabajos sobre la masiega europea y los factores de control de la biomasa de sus poblaciones, para *C. jamaicense* esos efectos del hidronivel intermedio y de las bajas concentraciones de fósforo están bien documentados (Davis, 1991; Urban *et al.*, 1993; Doust & Childers, 1999). De nuevo como en el caso del carrizo, quiero recalcar aquí la importancia de un efecto de desfase temporal, pues la altura de la inundación del año precedente influye sobre la biomasa de la masiega al año siguiente. Estos efectos desfasados son una complejidad adicional de la biología de la especie y una complicación para la gestión adecuada del humedal.

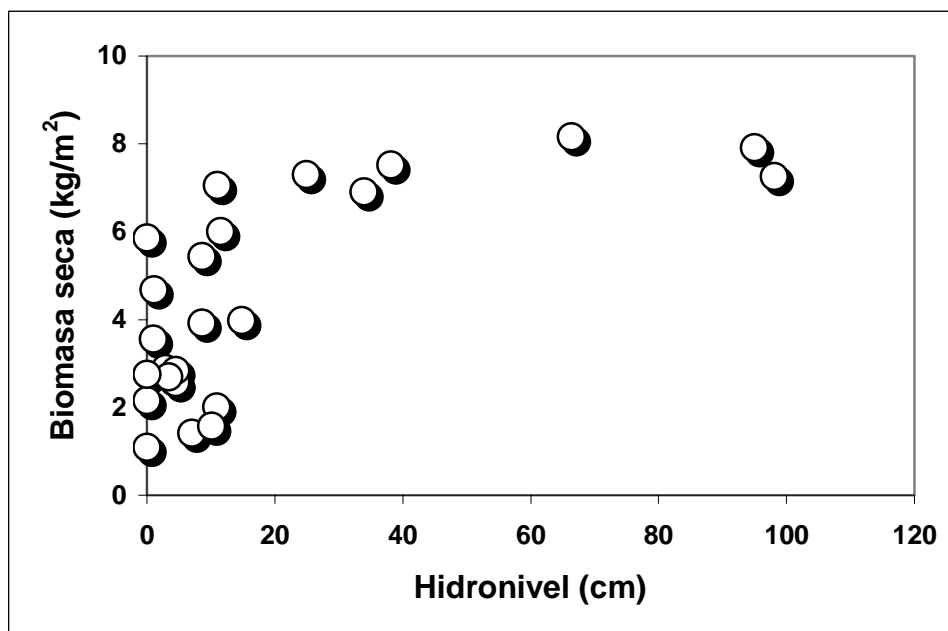


Figura 100. Relación entre el hidronivel promedio y la biomasa aérea seca de la masiega.

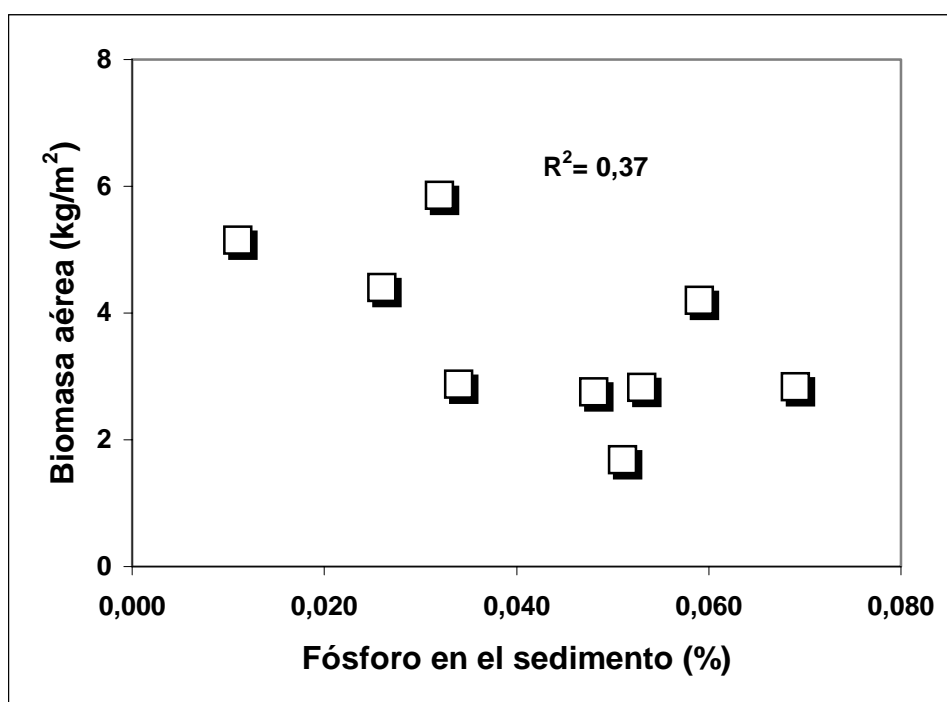


Figura 101. Relación entre el fósforo en el sedimento y la biomasa aérea seca de la masiega. La correlación es estadísticamente significativa al nivel del 0,05.

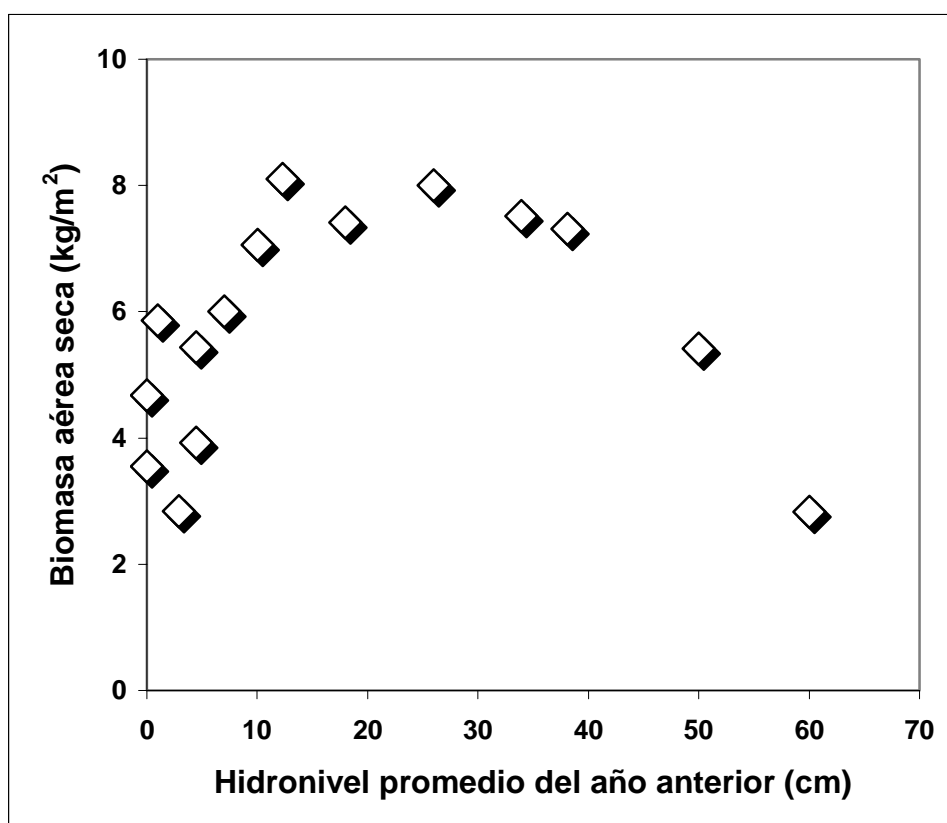


Figura 102. Relación entre el hidronivel promedio del año precedente y la biomasa aérea seca de la masiega.

En general, la biomasa (en peso seco) de enea fue similar en los tres años estudiados y con poca variabilidad espacial (Figs. 103-105, $2,63 \pm 1,48$, $2,14 \pm 0,84$ y $4,03 \pm 2,41$ kg/m²), aunque estuvo ausente en las tablas centrales, donde se veía sustituida por la masiega. Su biomasa subterránea en 2002 fue similar a la aérea (Fig. 105; $3,97 \pm 1,82$ vs $4,03 \pm 2,41$ kg/m²).

La biomasa de esta especie de enea en otros humedales es algo inferior a la hallada para Las Tablas. Así, Grace (1985), trabajando en Arkansas, cuantifica 2-3 kg/m² y Vymazal (1995) da valores que oscilan entre 0,22 y 1,48 kg/m² para los dos estados de Carolina (USA), mientras que las distintas especies de *Typha* presentes en los estanques de cultivo piscícola de la República Checa no alcanzan los 3 kg/m² (Dykyjová & Kvet, 1978).

La relación entre la biomasa aérea y la subterránea oscila entre 2 y 6 para *T. domingensis* en los Everglades de Florida (Lorenzen *et al.*, 2000), lo cual contrasta con la de Las Tablas, donde la relación fue de 1:1 aproximadamente. En otras especies del género, se encuentra alrededor de 1,66:1 (Fiala, 1978).

Comparando la producción aérea de la enea en campo e invernadero, como sucede con las otras especies, es superior en el humedal (15 vs 12 g/m²/día), aunque las diferencias no sean tan grandes como en carrizo y masiega. Para el caso de producción subterránea, las diferencias sí son mucho mayores (26 vs 8 g/m²/día en campo e invernadero, respectivamente). Para Florida, Vymazal (1995) ofrece unas producciones de 5,90-16,76 g/m²/día.

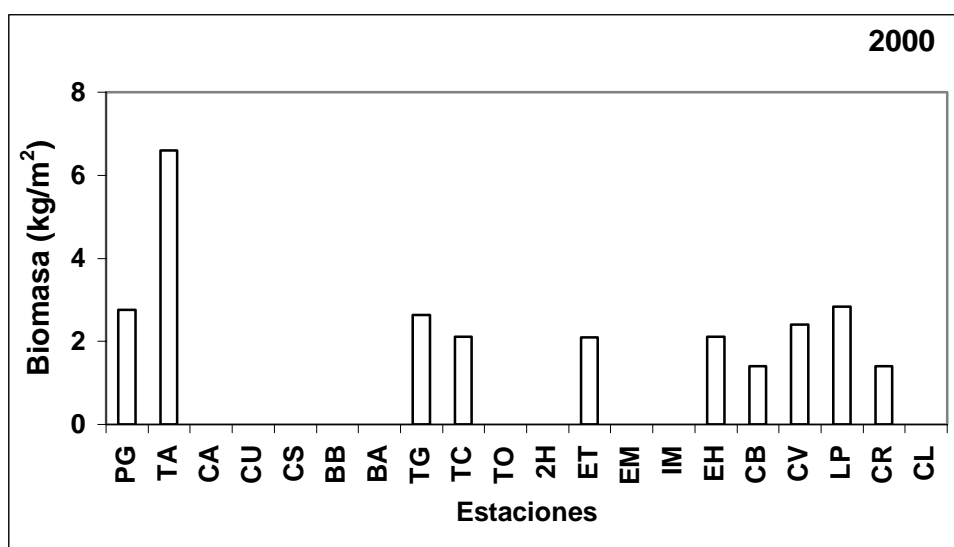


Figura 103. Biomasa estival aérea de la enea en el año 2000 (en peso seco). PG: Patagallina, TA: Tabla de Algeciras, CA: Casablanca, CU: Puesto del Cura, CS: Cortafuegos Sevillana, BB: Barrancos de Barberías, BA: Cortafuegos de Bauti, TG: Tabla del General, TC: Tabla de la Cuadra, TO: Cortafuego de la Torre del Observatorio, 2H: Segundo "Hide", ET: El Tablazo, EM: Embarcadero, IM: Isla del Maturro, EH: El Hito, CB: Casillas de Benito, CV: Canal Viejo del Guadiana, LP: Los Pesebres, CR: Casillas de Ricardo, CL: Cachón de la Leona.

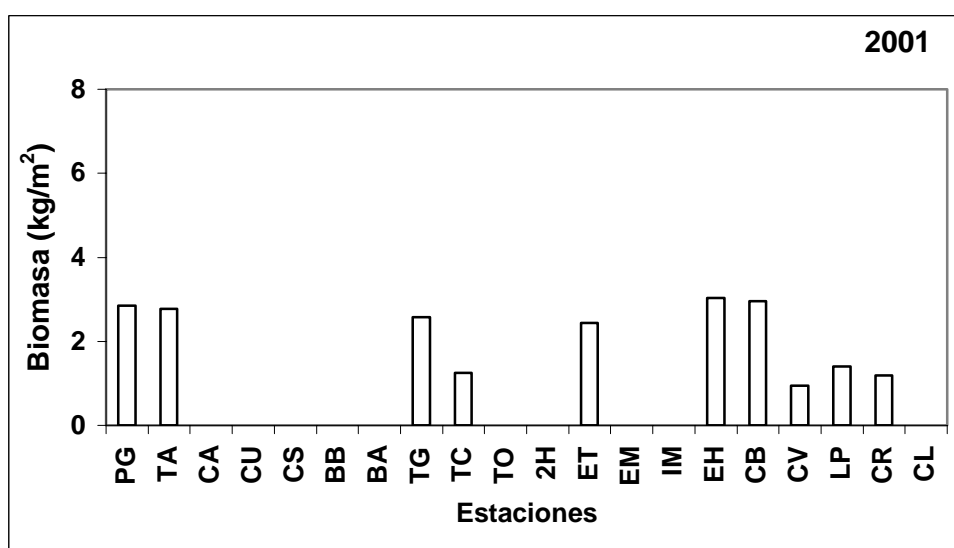


Figura 104. Biomasa estival aérea de la enea en el año 2001 (en peso seco). PG: Patagallina, TA: Tabla de Algeciras, CA: Casablanca, CU: Puesto del Cura, CS: Cortafuegos Sevillana, BB: Barrancos de Barberías, BA: Cortafuegos de Bauti, TG: Tabla del General, TC: Tabla de la Cuadra, TO: Cortafuego de la Torre del Observatorio, 2H: Segundo "Hide", ET: El Tablazo, EM: Embarcadero, IM: Isla del Maturro, EH: El Hito, CB: Casillas de Benito, CV: Canal Viejo del Guadiana, LP: Los Pesebres, CR: Casillas de Ricardo, CL: Cachón de la Leona.

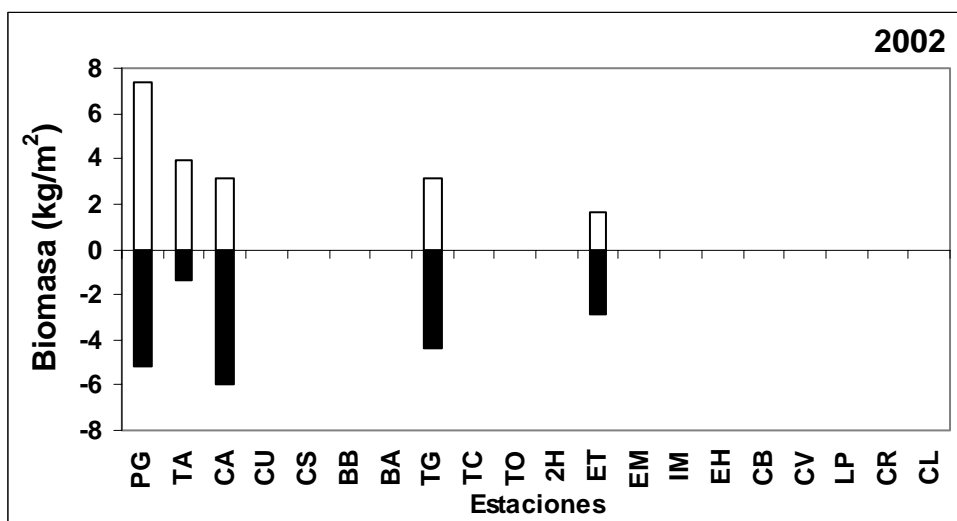


Figura 105. Biomasa estival aérea y subterránea de la enea en el año 2002. PG: Patagallina, TA: Tabla de Algeciras, CA: Casablanca, CU: Puesto del Cura, CS: Cortafuegos Sevillana, BB: Barrancos de Barberías, BA: Cortafuegos de Bauti, TG: Tabla del General, TC: Tabla de la Cuadra, TO: Cortafuego de la Torre del Observatorio, 2H: Segundo "Hide", ET: El Tablazo, EM: Embarcadero, IM: Isla del Maturro, EH: El Hito, CB: Casillas de Benito, CV: Canal Viejo del Guadiana, LP: Los Pesebres, CR: Casillas de Ricardo, CL: Cachón de la Leona.

La biomasa de enea parece proporcional a la concentración de fósforo en el sedimento (Fig. 106) y muestra asimismo una relación directa con el hidropериodo del año precedente (Fig. 107). Esta relación con el fósforo es la más corrientemente aceptada como limitante del crecimiento de la misma especie en los Everglades de Florida (Miao *et al.*, 2000) y también la sugerida para las poblaciones de los humedales del lago Agmon en Israel (Gophen, 2000). Sin embargo, Grace (1989), en un humedal de Arkansas, también sugirió que se veía limitada por el nitrógeno, cosa de la que nosotros no hemos encontrado pruebas para Las Tablas. Como en el caso de los otros dos helófitos, he comprobado un efecto de desfase temporal de la biomasa de enea con el hidropериodo del año anterior, que tiene importantes consecuencias para la gestión del humedal y da una perspectiva más compleja a la biología de esta especie.

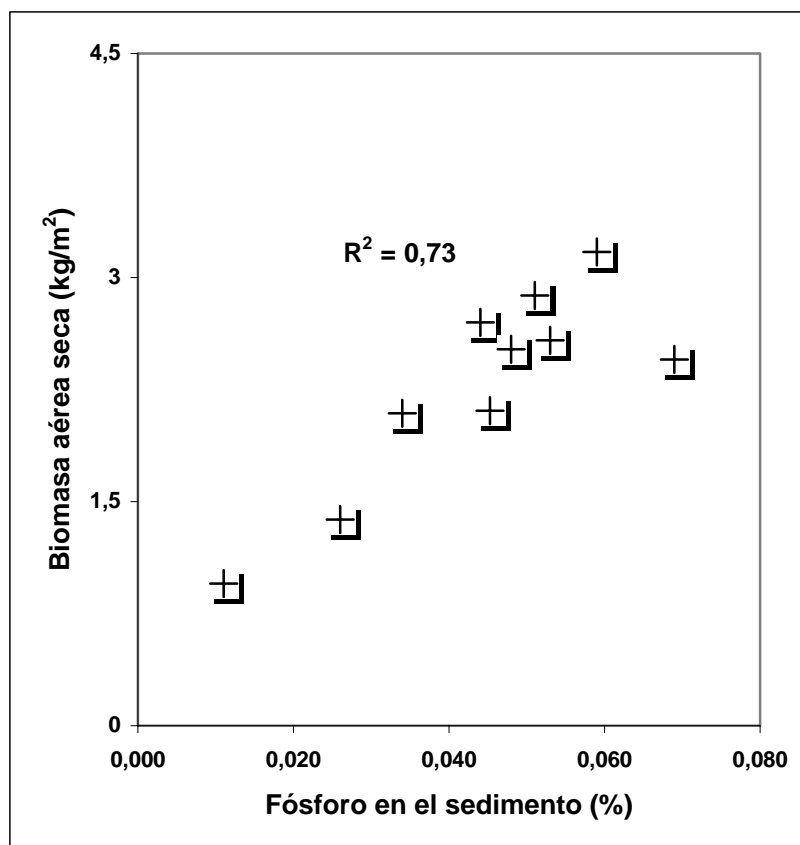


Figura 106. Relación entre la biomasa aérea seca de la enea y el fósforo en el sedimento. La correlación es estadísticamente significativa con una probabilidad del 0,05.

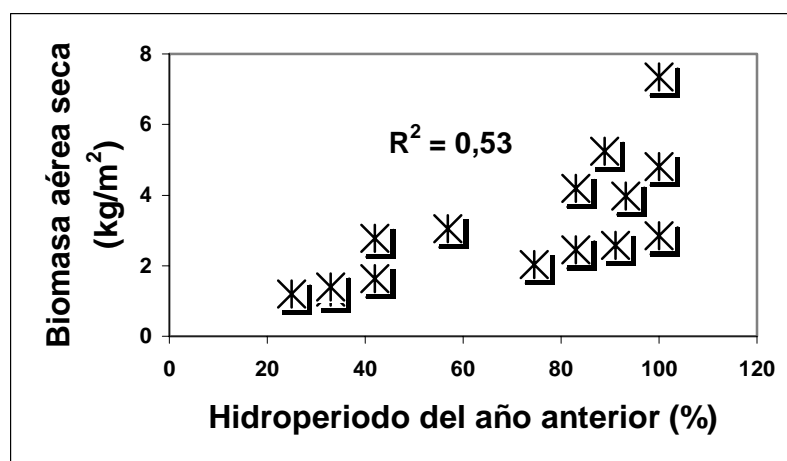


Figura 107. Relación entre el hidroperiodo del año precedente y la biomasa aérea seca de la enea. La correlación es estadísticamente significativa con una probabilidad del 0,05.

En general, la producción anual de los tres helófitos en Las Tablas de Daimiel se puede considerar bastante elevada en comparación con la de otros humedales, tanto arbolados como no arbolados (Brinson *et al.*, 1981; Bradbury & Grace, 1983). ¿Cómo se consiguen producciones tan altas? Ya he aludido en varias ocasiones a las grandes concentraciones de nutrientes en sedimentos y en el agua (Apartado IV.1). Una estrategia intrínseca a las plantas podría ser un crecimiento continuado durante todo el año y que este crecimiento estuviera sincronizado con la dinámica de las poblaciones, como muestran Wetzel & Howe (1999) para *Juncus effusus*, planta que alcanza casi 10 kilos de peso seco aéreo y subterráneo por metro cuadrado y año. Sin embargo, la falta de datos sobre dinámica de poblaciones no me permite dilucidar si hay otro motivo adicional para las elevadas producciones primarias de los helófitos de Las Tablas, aparte de la obvia respuesta ya señalada a nutrientes e hidroperiodo. En cualquier caso, aunque la masiega tenga crecimiento continuo, las otras especies dejan de crecer hacia agosto (véase el Apartado IV.2.a), con lo cual esta explicación no parece probable.

La eficiencia del uso de los nutrientes por las tres plantas fue variable (Fig. 108). En general, masiega y enea parecen más eficientes en el uso del nitrógeno, mientras que masiega y carrizo lo son en el del fósforo. No obstante, las diferencias interanuales dentro de cada especie son muy notables. Las pautas observadas están en parte en la línea de otros hallazgos. Tanto en ambientes terrestres como acuáticos, la eficiencia en el uso de los nutrientes está inversamente relacionada con la productividad (Sternner & Elser, 2002). Aquí hemos constatado para el nitrógeno y el fósforo una mayor eficiencia por parte de la masiega frente a la de enea y carrizo, lo cual es congruente con la teoría. En otros humedales donde domina el carrizo, aquéllos más productivos tienen menor eficiencia en el uso del fósforo (Meuleman *et al.*, 2002). Las eficiencias observadas por nosotros en el carrizo son menores que las detectadas por los holandeses (véase la tabla 2 de Meuleman *et al.*, 2002), lo cual indica también la mayor productividad del humedal manchego frente al Lauwersoog, situado en la costa norte de aquel país. Para la masiega americana, Lorenzen *et al.* (2001), trabajando en invernadero, dan valores de eficiencias que oscilan entre 70 y 95 para el nitrógeno y 500 y 1500 para el

fósforo. Los mismos autores ofrecen cifras inferiores para *T.domingensis*: 20-90 para nitrógeno y 250-1100 para fósforo.

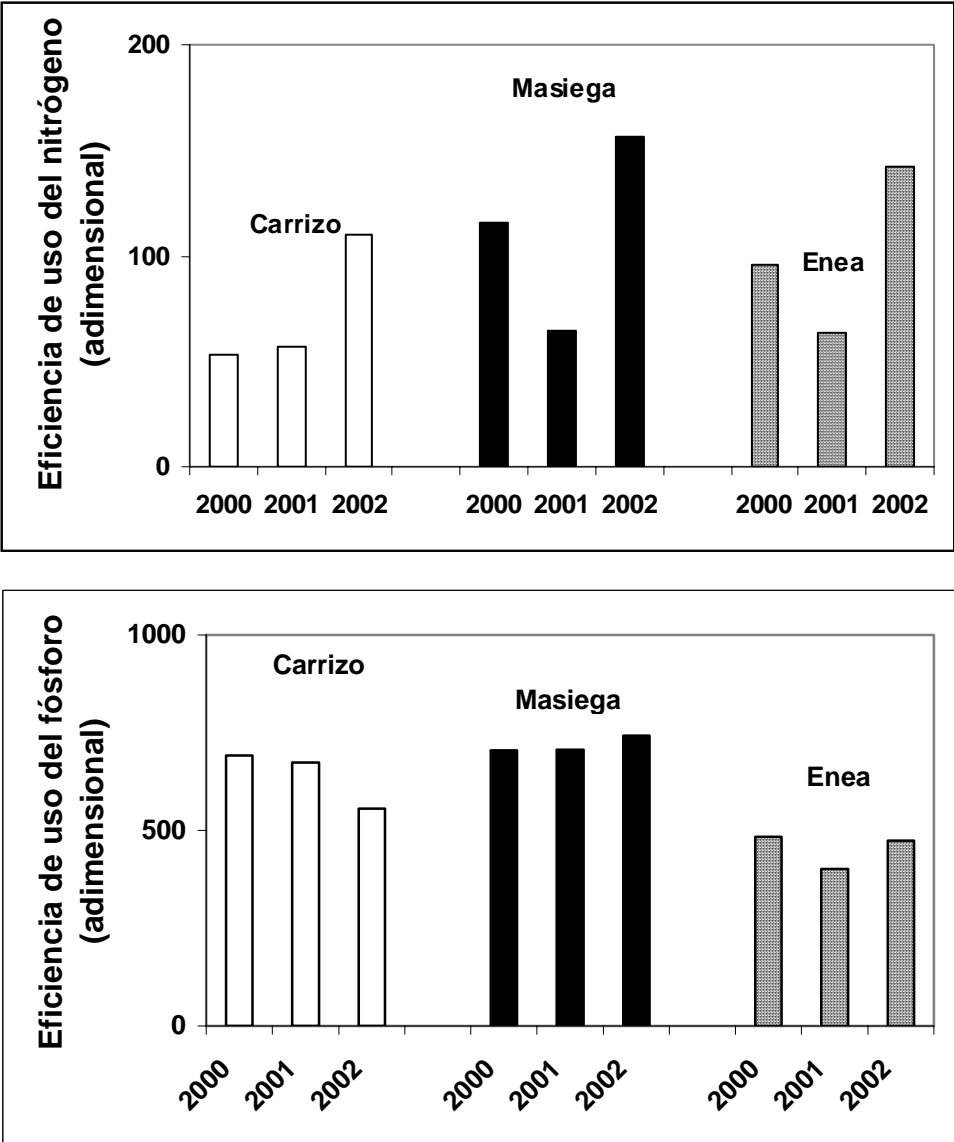


Figura 108. Eficiencia en el uso de nitrógeno y fósforo de las tres plantas durante los tres años de estudio.

IV.3.b. La dinámica de crecimiento de las manchas

En la Tabla del General los frentes de carrizo se movieron con velocidades parecidas y en mayor proporción durante el verano (Fig. 109), a razón de 4-6 metros por mes, pero a partir de septiembre se detuvieron.

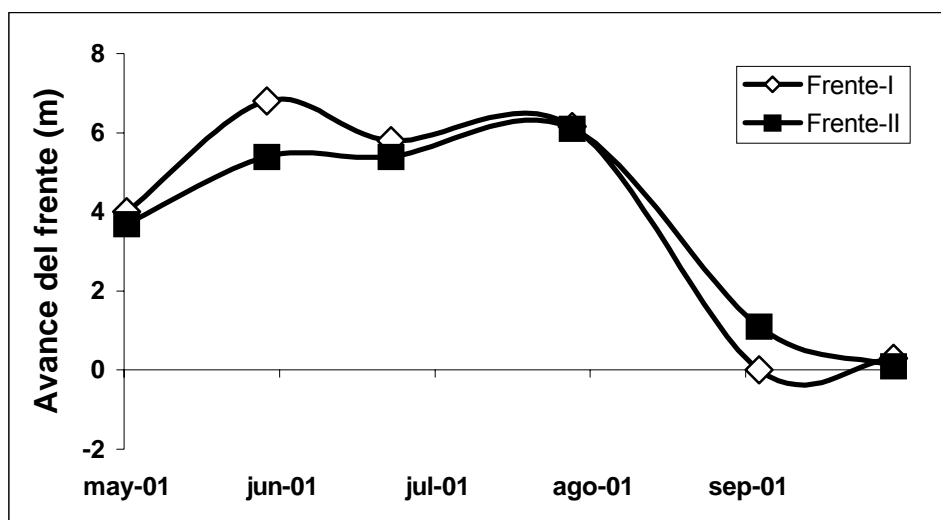


Figura 109. Movimientos de dos frentes de carrizo en la Tabla del General en el año 2001.

El avance del frente se relacionó con el hidronivel en la zona, si bien la varianza explicada no fue muy alta, aunque estadísticamente significativa (Fig. 110).

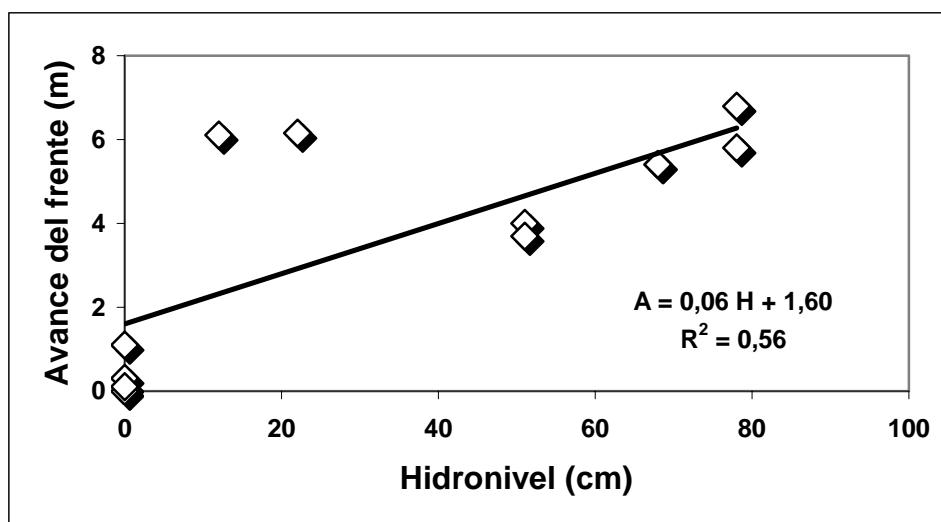


Figura 110. Relación entre el hidronivel y el avance de los frentes de carrizo en 2001.

La velocidad del frente también pudo ser fruto del hidronivel. A mayor hidronivel, velocidades más altas (Fig. 111). Aunque no hay apenas estudios sobre los factores de control del crecimiento de las manchas de carrizo en otros humedales, Bodensteiner & Gabriel (2003), trabajando en un lago de Wisconsin, sugieren que las manchas de mayor tamaño se relacionan con un mayor hidronivel, alcanzando -además- alturas más altas y mayores densidades. Según estos autores, las manchas de menor tamaño estarían en zonas más someras y serían menos densas y de menor altura de tallos. Aunque no he comprobado estos extremos de la densidad y la altura de las plantas, la relación entre la velocidad de avance del frente de carrizo y el hidronivel apoya los resultados de los autores norteamericanos.

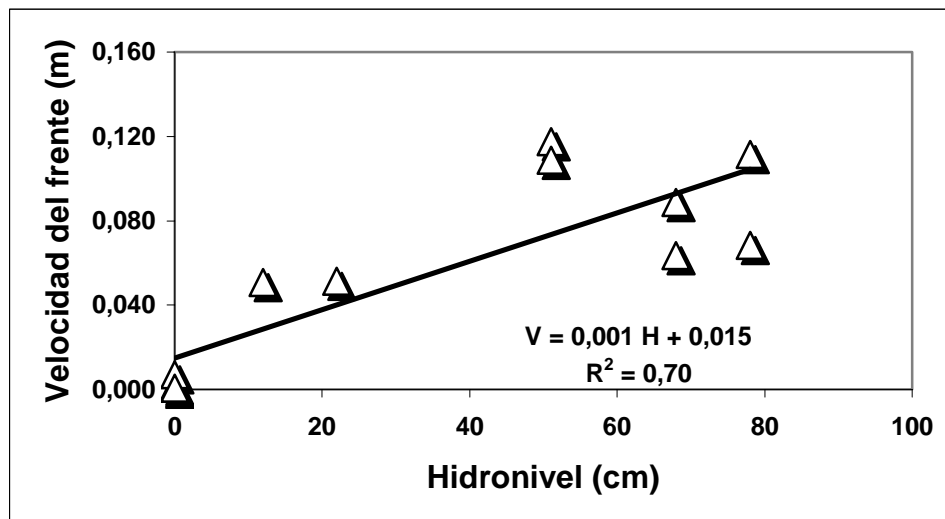


Figura 111. Relación entre la velocidad de avance de los frentes de carrizo y el hidronivel del agua en Las Tablas. Datos del año 2001 en la Tabla del General. Las correlaciones son estadísticamente significativas al nivel del 0,05.

Los perímetros de las manchas de masiega ascendieron paulatina y constantemente, aunque con pausas invernales (Fig.112).

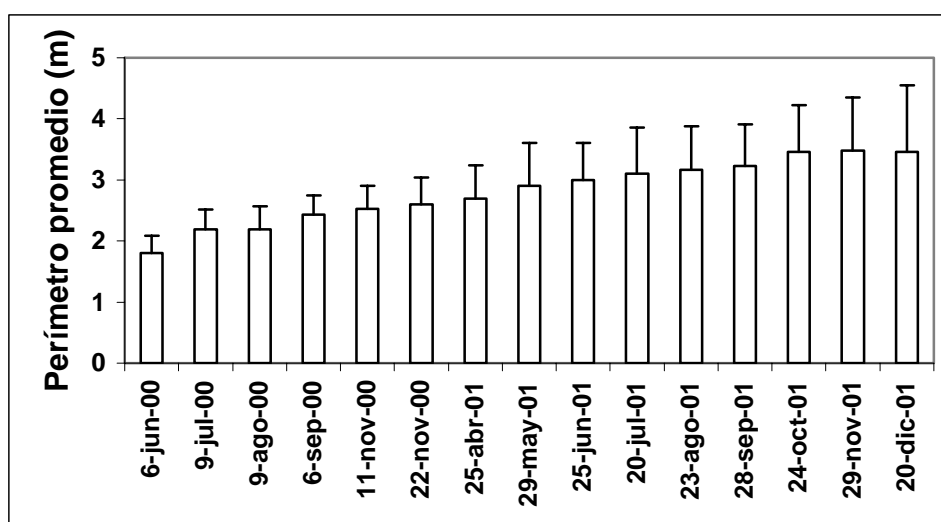


Figura 112. Evolución del perímetro promedio de 10 manchas de masiega en la Isla del Maturro durante 2000 y 2001. Las barras verticales son las desviaciones típicas.

Si se representa la tasa de crecimiento de las manchas de masiega respecto al hidronivel, se aprecia que hay una correlación estadísticamente significativa (Fig. 113). No obstante, esa correlación es algo engañosa, pues hay un mayor número de datos para los hidroniveles inferiores, que fueron más frecuentes en 2000 que en 2001. Por encima de los 5 cm de hidronivel hay una relación claramente positiva entre hidronivel y velocidad de crecimiento de las manchas de masiega, cosa que no sucede por debajo de esa cifra, donde la dispersión de los datos bivariantes es muy superior.

Tampoco existen estudios previos sobre el crecimiento las manchas de *C. mariscus*, a pesar del interés que suscitan estas especies de crecimiento clonal, con rodales tan bien definidos (Silvertown, 1987). En el caso de *C. jamaicense*, Brewer (1996) compara algunas características fenotípicas de los rodales y trata de relacionarlas con la gestión ambiental del hábitat, fundamentalmente, con la quema controlada. Concluye que los rodales de la masiega americana que crecen puros, sin intervención humana ni mezcla con otras especies, presentan mayores diámetros promedio, mayor número de rizomas y superior longitud de éstos. En Las Tablas no se ha comparado el crecimiento de los rodales entre lugares diferentes, pero los resultados

encontrados son bastante ilustrativos, pues muestran cómo la dependencia del tamaño de la mancha se hace patente respecto a la inundación cuando el hidronivel supera los 5 cm. Una vez traspasado ese umbral, los rodales crecen a mayor velocidad. Brewer (1996) indica que los rodales de las zonas puras encharcadas, menos perturbadas, representan clones más vivaces y con menos plantas secas; en los lugares de mayor estrés los rodales crecen peor y las plantas individuales tienen más tallos muertos. El mantenimiento de hidroniveles por encima del umbral citado tiene un efecto análogo al de las zonas puras de Brewer (1996).

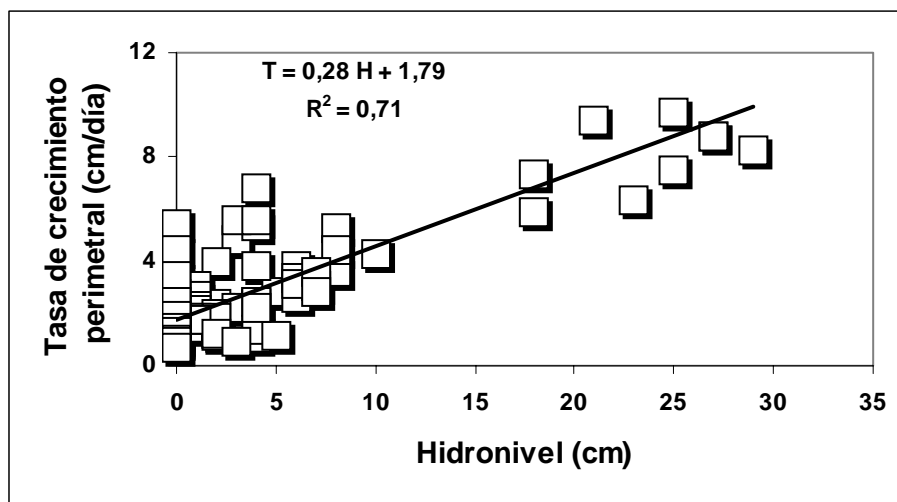


Figura 113. Velocidad de crecimiento perimetral de las manchas de masiega en la Isla del Maturro en relación con el hidronivel. Datos conjuntos de 2000 y 2001.

Las dos manchas de enea estudiadas durante dos años crecen de modo paralelo, si bien los distintos perímetros difieren (Fig. 114). La velocidad de crecimiento de las manchas también se correlacionó con el hidronivel (Fig. 115).

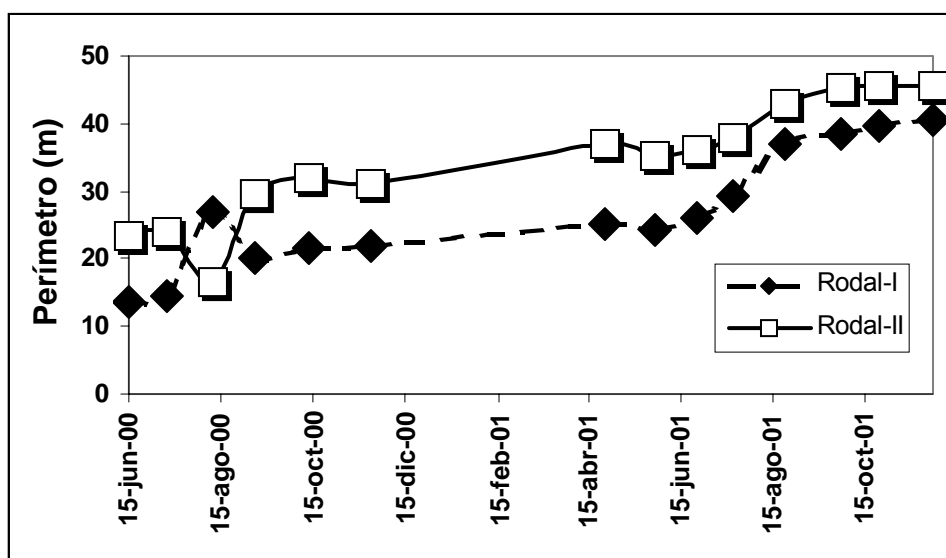


Figura 114. Crecimiento de dos manchas de enea en el Cachón de la Leona durante 2000 y 2001.

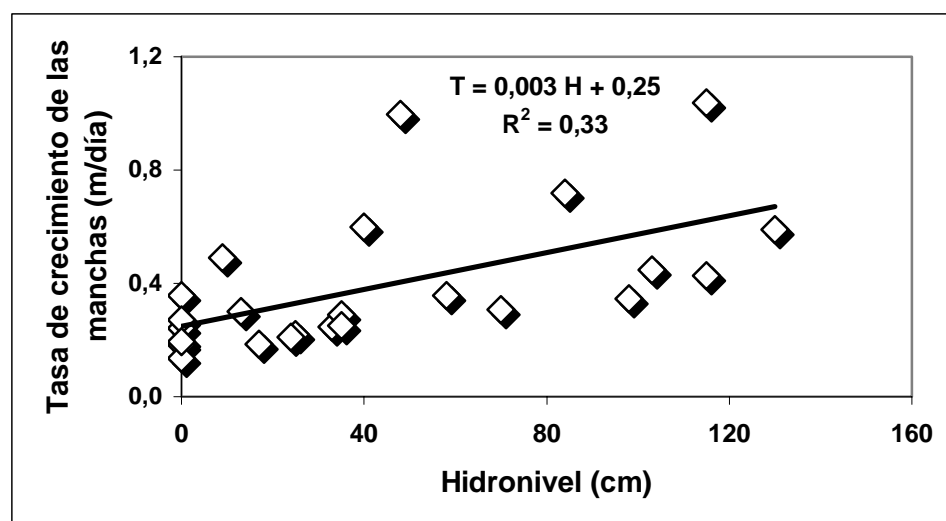


Figura 115. Velocidad de crecimiento perimetral de las manchas de enea en el Cachón de la Leona en relación con el hidronivel. Datos conjuntos de 2000 y 2001.

En general, el control de las manchas de vegetación es el producto de las interacciones entre el clima, el suelo, las pautas reproductivas, las perturbaciones, la competencia y/o la facilitación entre las especies, las enfermedades y, en menor medida para los helófitos, el consumo por los animales (Wu & Loucks, 1995). Nosotros aquí hemos evidenciado la importancia del hidronivel en el control de las manchas para las tres especies estudiadas, pero los demás factores de control están aún por explorar.

IV.3.c. Las manchas monoespecíficas a largo plazo

La relación entre perímetro y superficie de las manchas de carrizo y masiega fue siempre estadísticamente significativa y con una varianza explicada muy alta (tabla 10). El exponente de la relación varió poco, tanto entre especies como dentro de ellas (1,29-1,42 en el carrizo y 1,18-1,39 en la masiega), lo cual sugiere que apenas ha habido cambios en la forma de las manchas de ambas especies a lo largo del tiempo.

Tabla 10. Relaciones entre el perímetro y la superficie de las manchas de carrizo y masiega superiores a las 0,25 Ha en los distintos años. Se ha usado un modelo potencial del tipo $\text{Superficie} = a \cdot \text{Perímetro}^b$. r^2 es el coeficiente de determinación.

	CARRIZO						
		1956	1977	1984	1993	1997	2001
a		1,44	1,65	3,00	1,81	2,04	2,71
b		1,42	1,39	1,29	1,36	1,34	1,29
r^2		0,96	0,98	0,98	0,98	0,98	0,99
	MASIEGA						
	1945	1956	1977	1984	1993	1997	2001
a	4,88	1,64	1,59	4,43	3,14	2,40	2,48
b	1,18	1,38	1,39	1,20	1,28	1,31	1,32
r^2	0,97	0,96	0,97	0,98	0,97	0,97	0,96

Sin tener en cuenta las manchas más grandes ("outliers"), que son las más escasas siempre, la variabilidad del tamaño de las manchas de carrizo va aumentando desde 1956 a 1993, para disminuir después (Fig. 116). La variabilidad de las manchas de masiega parece más elevada en los años 1945-1977, pero no muestra una pauta temporal tan clara como la del carrizo (Fig. 117). En cualquier caso, las manchas de masiega son más pequeñas (0,25-4,5 Ha) que las de carrizo (0,25-12 Ha).

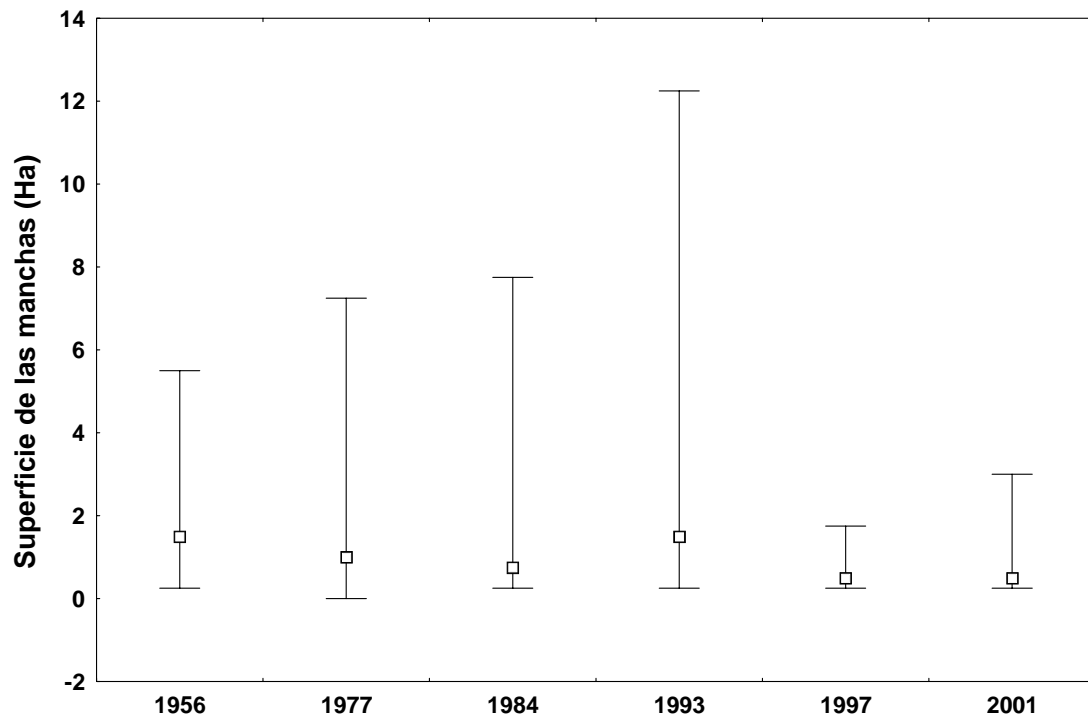


Figura 116. Distribuciones de las manchas de carrizo mayores de 0,25 Ha en el periodo 1945-2001. Las ordenadas representan la superficie en hectáreas. Los cuadraditos representan la mediana y las barras, los valores extremos, excluyendo a los "outliers".

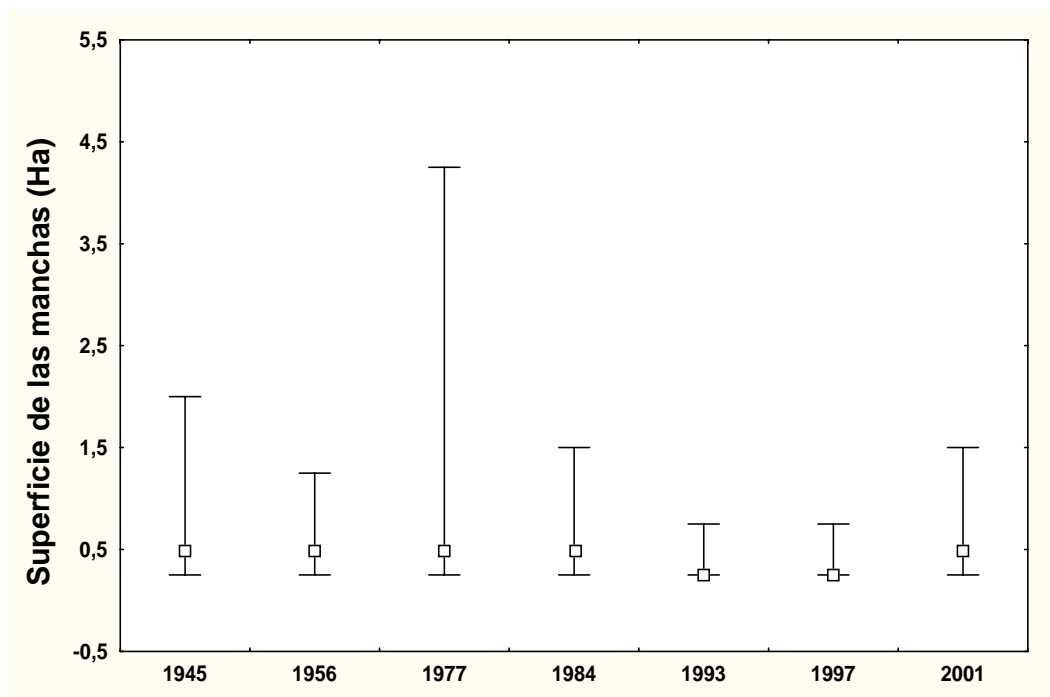


Figura 117. Distribuciones de las manchas de masiega mayores de 0,25 Ha en el periodo 1945-2001. Los cuadraditos representan la mediana y las barras, los valores extremos, excluyendo a los "outliers".

Las dos Figuras precedentes sugieren que las distribuciones estadísticas del tamaño de las manchas no difieren demasiado entre años. De todos modos, traté de comprobar esto mediante un "test" de la U de Mann-Whitney. En el caso del carrizo sólo quedaron demostradas diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,05$) entre las distribuciones de los años 1993-1997; la mediana de la distribución de 1997 fue superior a la de 1993 (Fig. 118; tabla 11). Para la masiega, no hubo diferencias entre años para el nivel del 5% de probabilidad, pero sí para el nivel del 10%, pues hubo diferencias en ese sentido entre los años 1956 y 1977, 1977 y 1984 y 1984 y 1993 (tabla 11). La mediana de la distribución de 1956 fue inferior a la de 1977 y la de este año, superior a la de 1984, la cual resultó -a su vez- inferior a la de 1993 (Fig. 119).

Tabla 11. Probabilidades asociadas a los "tests" estadísticos no paramétricos de Mann-Whitney al comparar las distribuciones de tamaños de las manchas mayores de 0,25 Ha entre años de muestreo consecutivos. Se han eliminado las manchas muy grandes para no aumentar innecesariamente el sesgo derecho de las distribuciones.

CARRIZO					
	1956-1977	1977-1984	1984-1993	1993-1997	1997-2001
	0,33	0,58	0,58	0,013	0,81
MASIEGA					
1945-1956	1956-1977	1977-1984	1984-1993	1993-1997	1997-2001
0,51	0,054	0,064	0,080	0,55	0,31

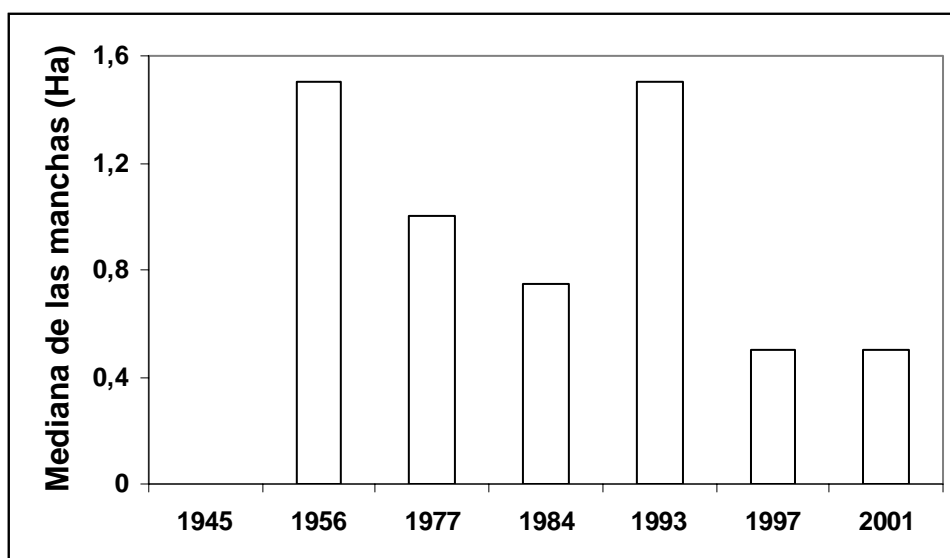


Figura 118. Mediana de las distribuciones estadísticas de las manchas de carrizo superiores a 0,25 Ha en el humedal.

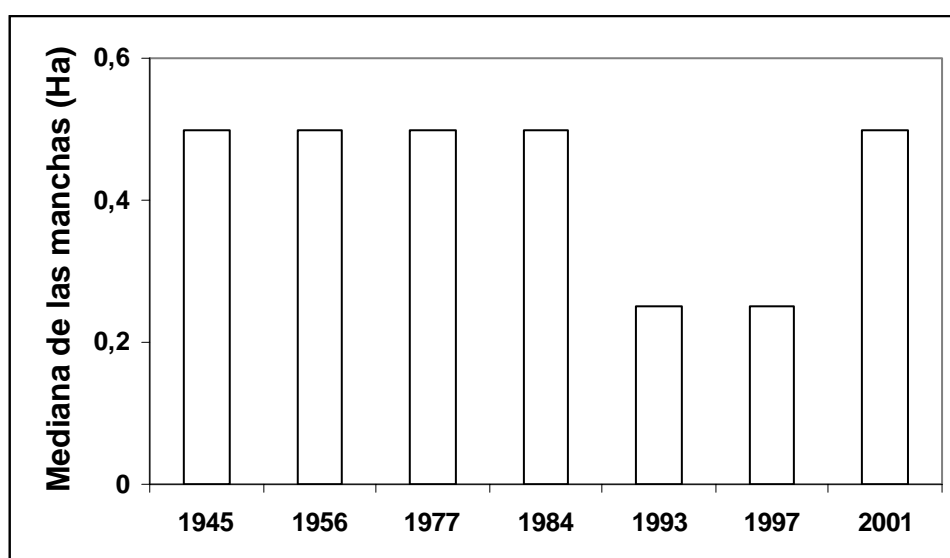


Figura 119. Mediana de las distribuciones estadísticas de las manchas de masiega superiores a 0,25 Ha en el humedal.

IV.3.d. Cambios en las manchas de mayor tamaño a largo plazo

La mayor parte de las grandes manchas (> 15 Ha) de carrizo aumenta de tamaño a lo largo del tiempo (Fig. 120). Su extensión varió entre 10 y 260 Ha.

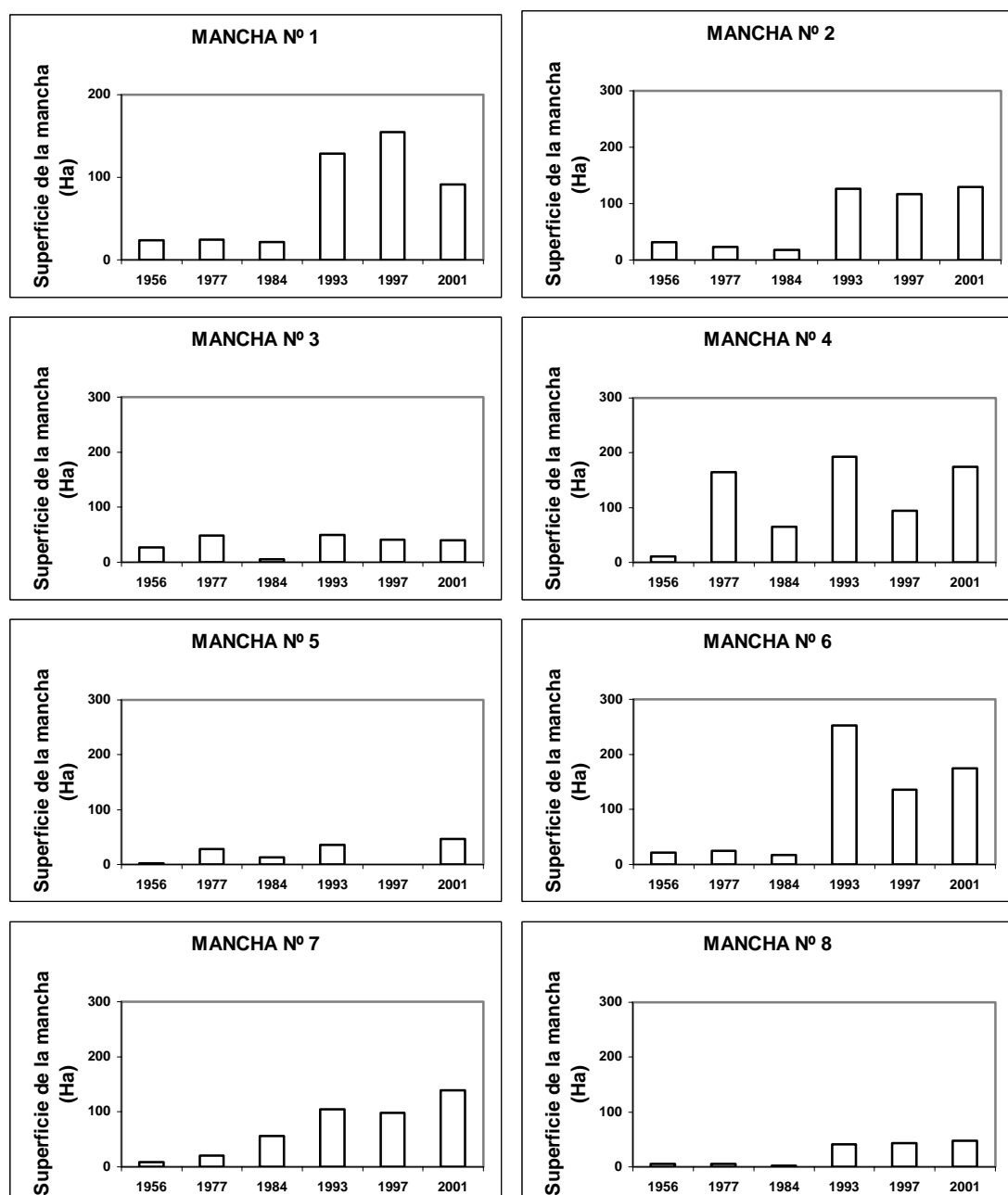


Figura 120. Evolución temporal a largo plazo de la superficie de las principales manchas de carrizo en el humedal.

Sin embargo, la relación entre perímetro y área en las grandes manchas, aun siendo estadísticamente significativa (Fig. 121), explica menos varianza que las de las manchas más pequeñas (tabla 10) y no queda bien representada por un modelo potencial, es decir, la dimensión fractal (el exponente del modelo) de las manchas grandes es menos fiable que la de la del resto de las manchas. Está claro que ha habido un cambio en la dimensión fractal de las manchas de

carrizo y masiega, superado el umbral de las 15 Ha. Este cambio en la fractalidad es bien conocido de otros estudios (Krummel *et al.*, 1987), que lo asocian a los efectos de la intervención humana sobre los paisajes. Así, las manchas pequeñas tendrían poca edad y serían el resultado de efectos antrópicos (incendio controlado o no, entradas de contaminantes, descensos en el hidronivel), mientras que las manchas más grandes se verían más controladas por la topografía o por la propia dinámica intrínseca de las especies.

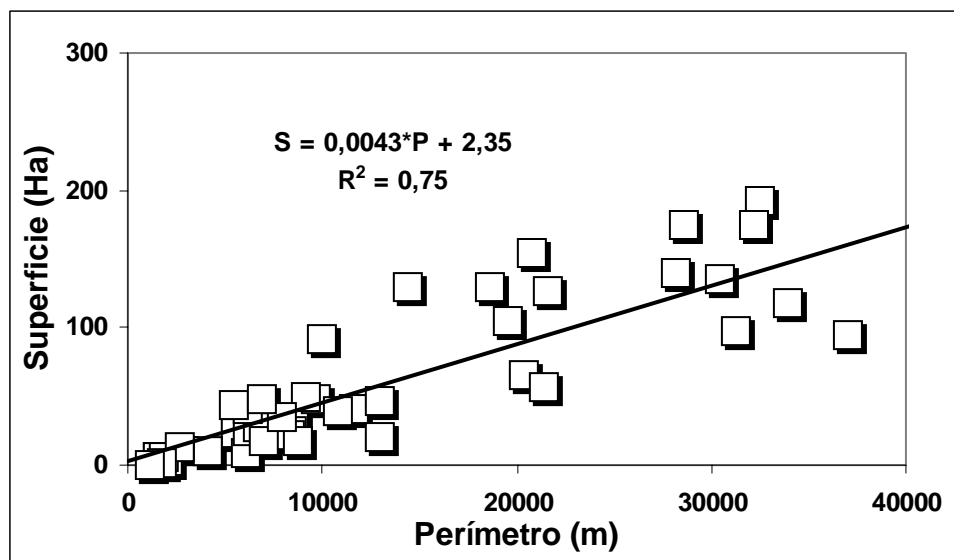


Figura 121. Relación entre el perímetro y la superficie de las manchas principales de carrizo durante el periodo 1945-2001.

La tasa de crecimiento promedio de las principales manchas de carrizo es muy variable (Fig. 122), lo cual se debe a la gran disparidad de tamaños de las mismas (Fig. 120) y a sus distintos condicionantes abióticos debidos a su posición en el humedal. En conjunto, se muestra alternante, pues un año sube y al muestreo siguiente baja (Fig. 122). Aunque poca, hay una cierta varianza explicada por la relación inversa entre el tamaño de las manchas y su tasa de crecimiento desfasada en el tiempo, es decir, las manchas más grandes crecen más despacio, aunque desfasadamente (Fig. 123). Esta tendencia es más patente en las manchas superiores a 90 Ha.

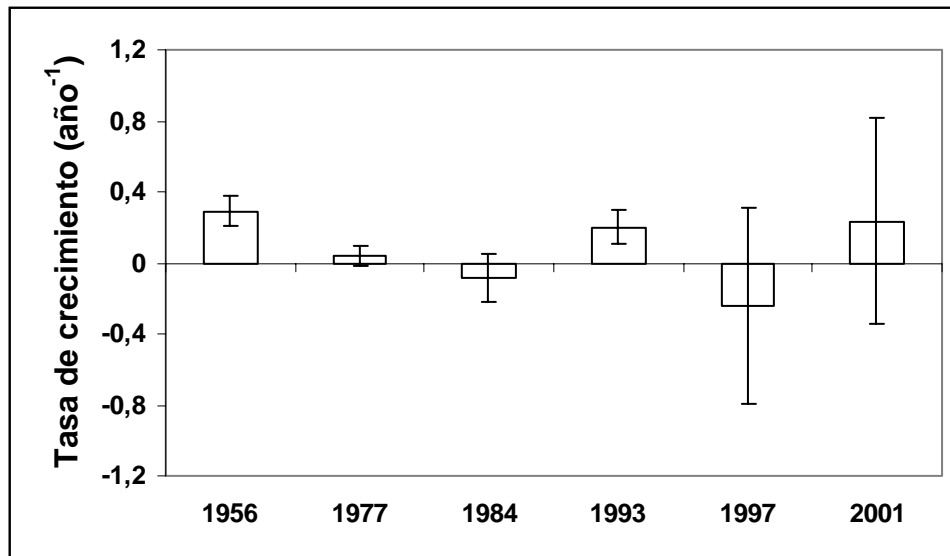


Figura 122. Tasa de crecimiento promedio de las principales manchas de carrizo a largo plazo. Las barras verticales son las desviaciones típicas resultantes de promediar las tasas de las ocho manchas cuyo crecimiento se ha seguido durante el periodo 1945-2001.

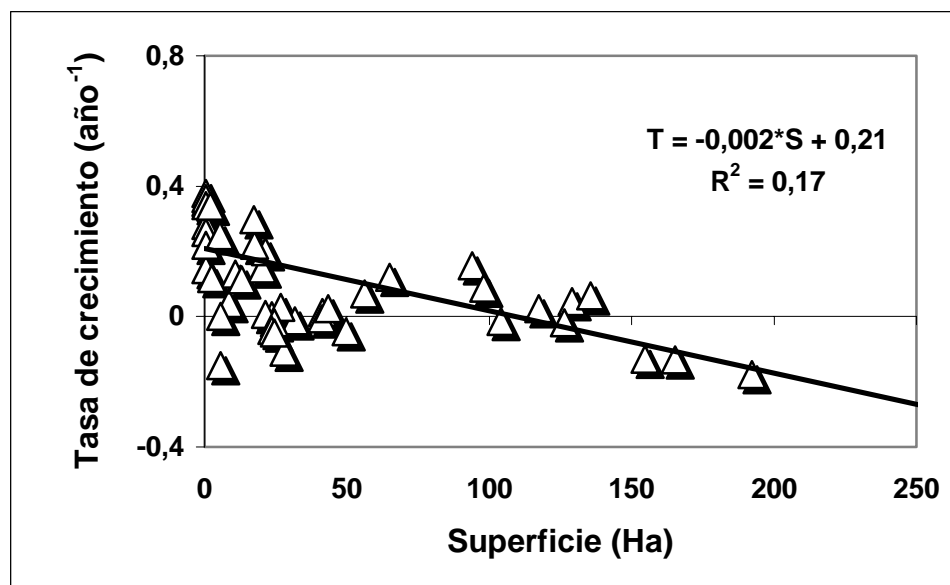


Figura 123. Relación desfasada entre la superficie de las principales manchas de carrizo y las tasas de crecimiento de las mismas.

También he comprobado que hay una relación inversa entre el fósforo total en el agua y la tasa de crecimiento promedio de las grandes manchas de carrizo

(Fig. 124), es decir, a mayor concentración de fósforo en el humedal, las manchas mayores crecen menos.

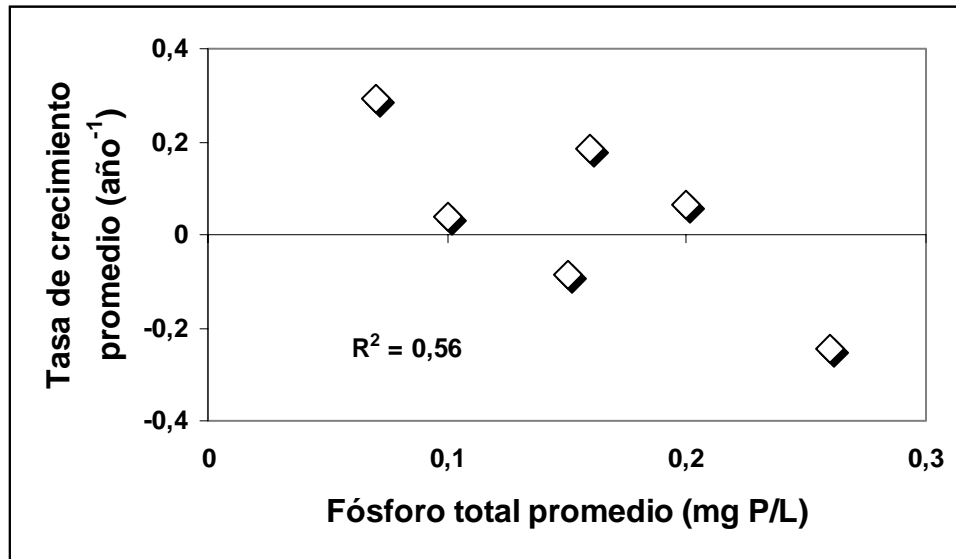


Figura 124. Relación entre la concentración promedio de fósforo en el agua y la tasa de crecimiento promedio de las manchas principales de carrizo en Las Tablas.

La mayoría de las grandes manchas (> 15 Ha) de masiega tiende a disminuir de tamaño con el tiempo, tras un aumento del mismo entre 1945 y 1956 (Fig. 125). El tamaño de las mismas osciló entre 0 y 550 Ha.

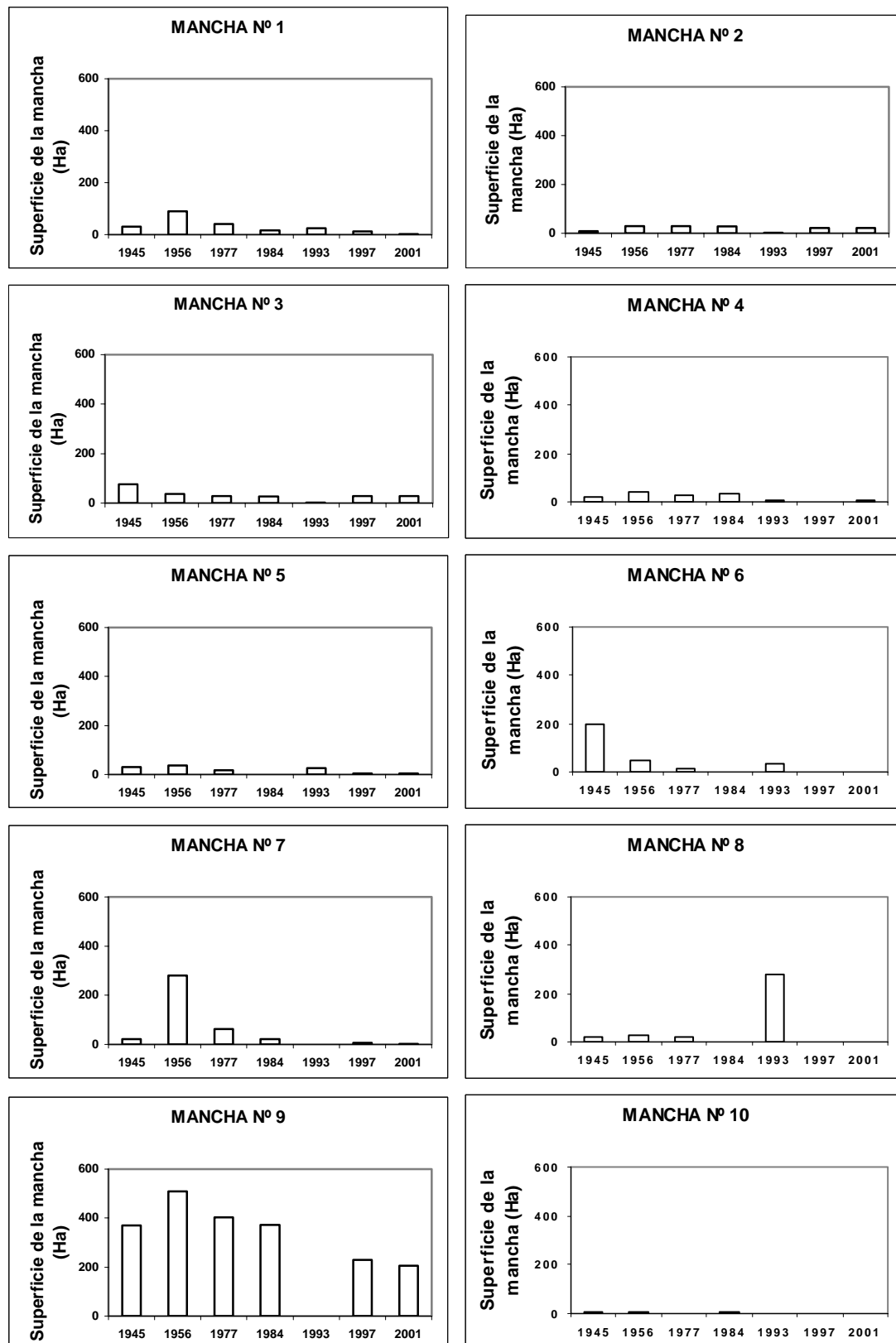


Figura 125. Evolución temporal a largo plazo de la superficie de las principales manchas de masiega en el humedal.

Como en el caso del carrizo, hay una relación entre perímetro y área en las grandes manchas, pero en la masiega la varianza explicada por la relación fue superior (Fig. 126). También, la relación entre uno y otra es diferente en las manchas grandes (Fig. 126) respecto a la existente en las pequeñas (tabla 11). Comparado con el carrizo, la masiega muestra mayor área que el carrizo para un mismo perímetro (pendientes de la relación perímetro-área: 0,0076 y 0,0043, respectivamente), lo cual indica una diferencia patente en la forma de las grandes manchas de las dos especies, cosa que no sucedía con las pequeñas, en las cuales la dimensión fractal era más similar entre ambas (tabla 10).

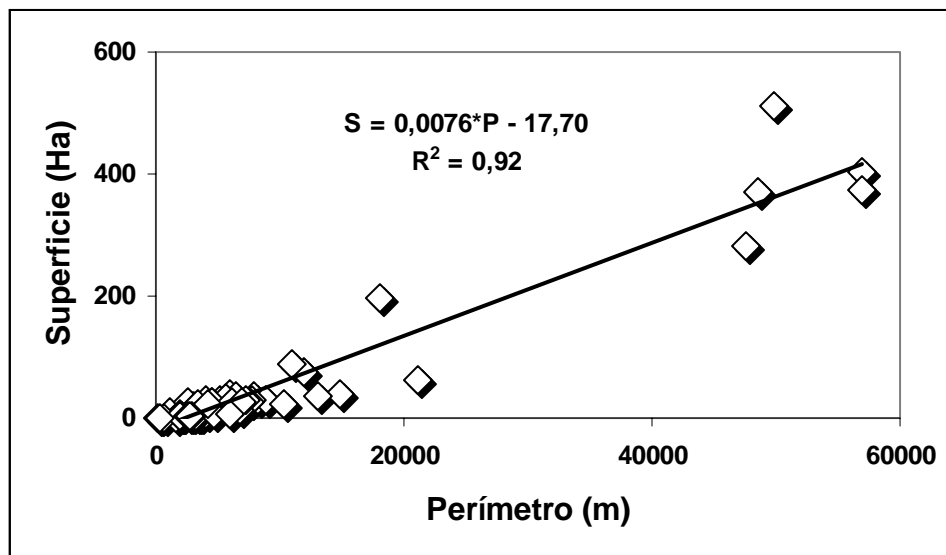


Figura 126. Relación entre el perímetro y la superficie de las manchas principales de masiega durante el periodo 1945-2001.

Las tasas de crecimiento de las grandes manchas de masiega fueron mayoritariamente negativas (Fig. 127), lo cual se deriva de la tendencia decreciente a la disminución de la masiega en el humedal a lo largo del tiempo. La variabilidad de las mismas se acentuó en años recientes, lo cual sugiere que los cambios ambientales más próximos en el tiempo afectaron de manera diferente a las distintas manchas de masiega en el humedal, lo cual podría relacionarse con la ubicación geográfica de las mismas en Las Tablas, pues

están mayoritariamente a la entrada del humedal, donde cualquier afección les influye más.

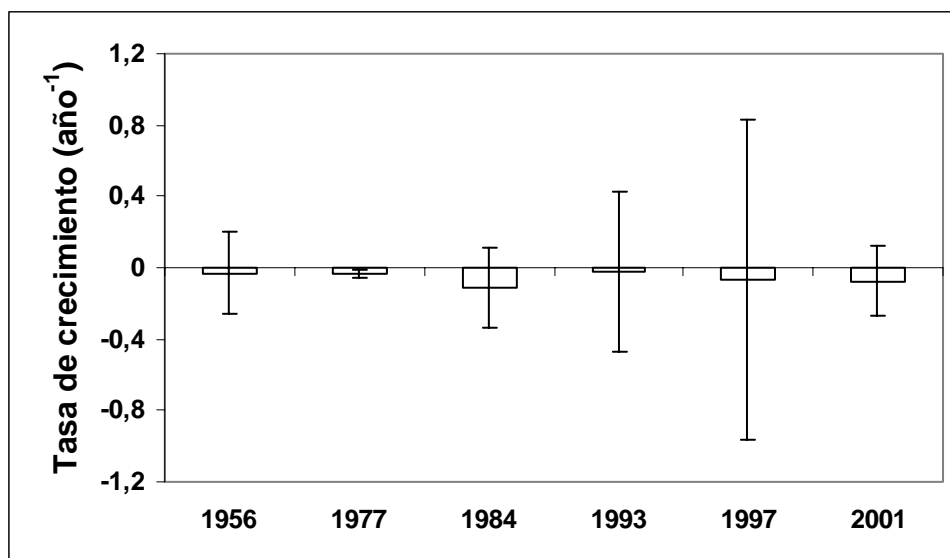


Figura 127. Tasa de crecimiento promedio de las principales manchas de masiega a largo plazo. Las barras verticales son las desviaciones típicas resultantes de promediar las tasas de las diez manchas cuyo crecimiento se ha seguido durante el periodo 1945-2001.

Como en el caso del carrizo, tratamos de estimar diversas relaciones entre las tasas de crecimiento de la masiega y el tamaño de las manchas, pero todas se revelaron como estadísticamente no significativas ($p > 0,05$).

Finalmente, observamos una relación positiva y estadísticamente significativa entre la tasa de crecimiento promedio de las manchas y la inundación en el año precedente (Fig. 128). A mayor inundación, las tasas crecían más (o decrecían menos).

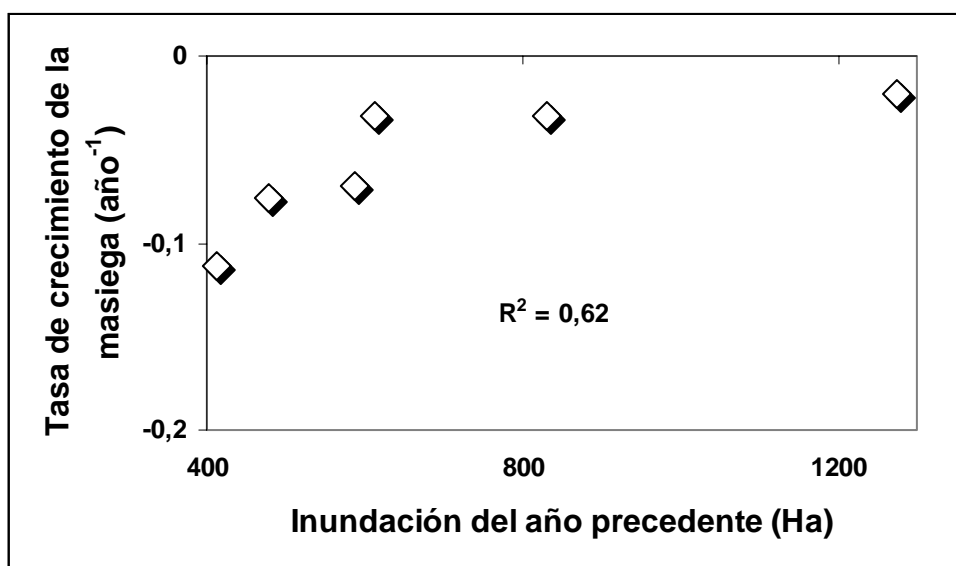


Figura 128. Relación entre la inundación promedio del año precedente y la tasa de crecimiento promedio de las principales manchas de masiega en Las Tablas.

IV.4. ESCALA DEL HUMEDAL

IV.4.a. Evolución temporal de las principales variables abióticas a largo plazo

A largo plazo, la inundación del humedal ha experimentado dos periodos distintos. Primero, hubo una pauta claramente estacional, pero en la cual la inundación siempre llegaba al máximo posible y nunca quedaban menos de 600 Ha inundadas en el momento más bajo del verano; este periodo duró aproximadamente hasta la década de 1970. Después, las oscilaciones han sido mucho más acusadas y, salvo excepciones, la inundación total sólo se consiguió mediante agua de trasvase (Fig. 129).

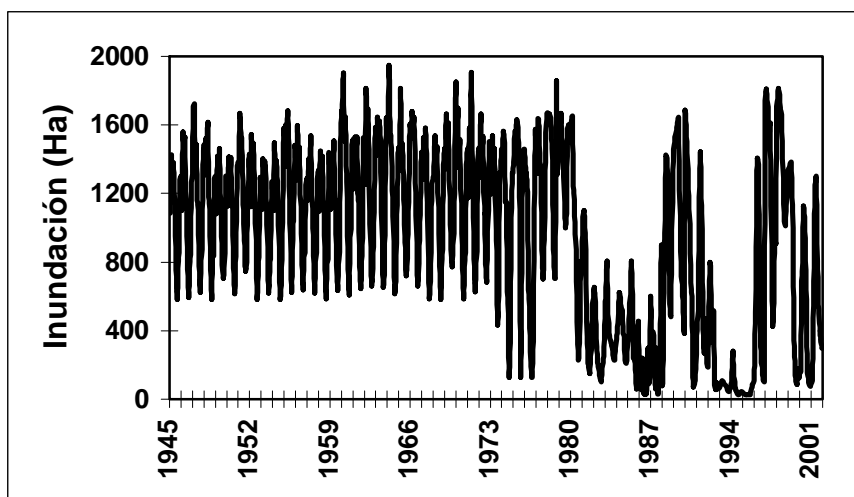


Figura 129. Inundación en Las Tablas de Daimiel para el periodo 1945-2001.

La superficie inundada promedio durante los primeros 35 años de estudio mostraba una pauta claramente estacional, con máximos en invierno y primavera, mínimos en verano y rápida recuperación del nivel hídrico en otoño (Fig. 130). La tendencia estacional con recuperación otoñal se ha visto reducida en los años sucesivos disminuyendo la variabilidad intraanual (periodo 1981-1995). Después, coincidiendo con el final de la sequía y los aportes excepcionales desde cuencas vecinas, ha regresado la pauta estacional, pero sin recuperación otoñal y con menos inundación invernal (Fig. 130).

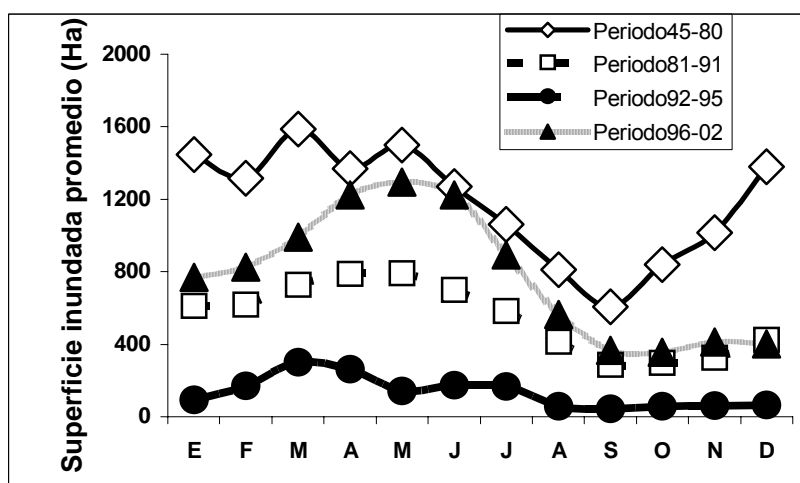


Figura 130. Inundaciones promedio en Las Tablas de Daimiel en los distintos periodos hídricos. Periodo 1945-1980: época "normal"; periodo 1981-1991: comienzo de la sobreexplotación del acuífero; periodo 1992-1995: sequía extrema en la zona y sobreexplotación del acuífero; periodo 1996-2001: periodo húmedo y recuperación parcial, aunque limitada, del acuífero sobreexplotado.

Los flujos de entrada de nutrientes por los cauces superficiales resultan obviamente superiores en el caso del río Gigüela, pero sólo hasta los años '70; sus rangos son muy amplios: 0-370 g N/m²/año y 0-75 g P/m²/año (Figs. 131-132). En el caso del río Azuer no se observa una tendencia tan clara, pero sí una variabilidad algo menos elevada en razón de sus menores caudales: 0-18 g N/m²/año y 0-4,5 g P/m²/año (Figs. 131-132). De todos modos, conviene repetir aquí que estas cifras pueden ser engañosas, pues un flujo de nutrientes bajo puede incentivar más la producción vegetal de los macrófitos emergentes si queda retenido en el humedal, cosa que ha venido ocurriendo en Las Tablas desde que se inauguró la presa de Puente Navarro en los años '80.

Como indicador de la calidad del agua a largo plazo en Las Tablas, usamos la concentración anual promedio del fósforo total en la estación del molino de Molemocho. La calidad muestra una pauta de mayores valores durante la década de los años '80 del pasado siglo (Fig. 133), producto de las entradas de agua sin depurar al humedal procedente de la cuenca hidrográfica.

Desde que se ha podido reconstruir una serie temporal de concentraciones anuales promedio de fósforo, se observan cuatro ciclos en el humedal, cada vez más breves (Fig. 133), con los máximos durante el comienzo de la década de 1980, asociados a la entrada masiva de aguas residuales urbanas sin depurar. Sucede, sin embargo, que en esa época aún podía salir agua de Las Tablas pues no existía la presa de Puente Navarro, con lo cual la renovación del agua era superior y los efectos del fósforo, no tan intensos como fueron después.

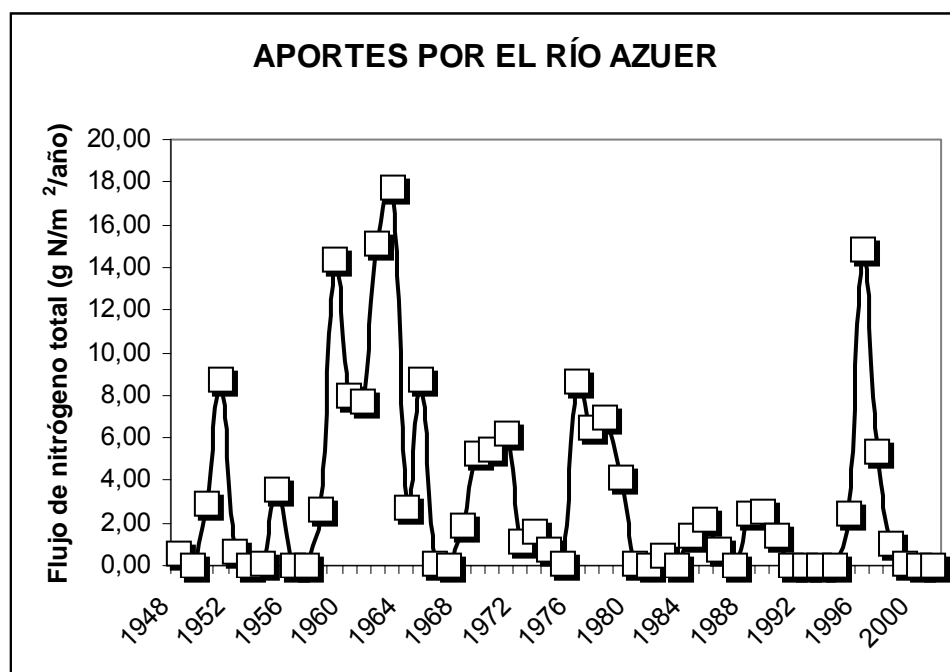
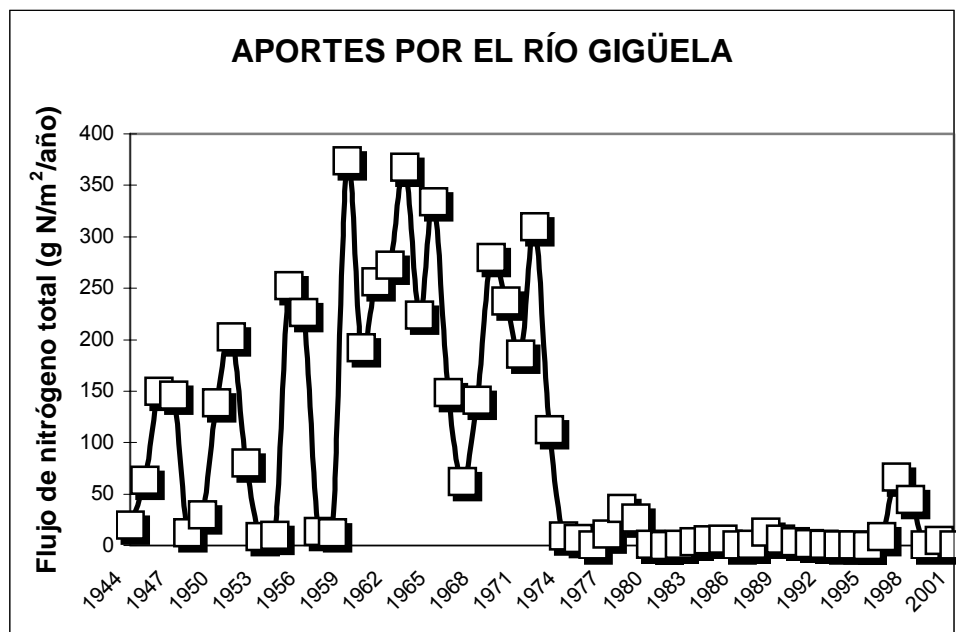


Figura 131. Flujos de entrada de nitrógeno total al humedal por los principales afluentes que desaguan en él.

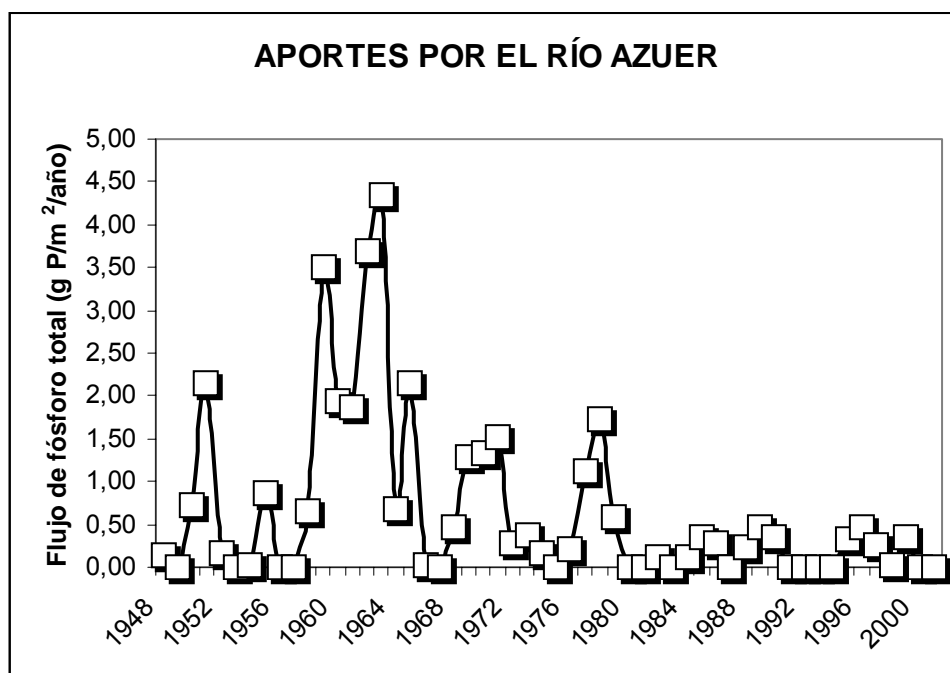
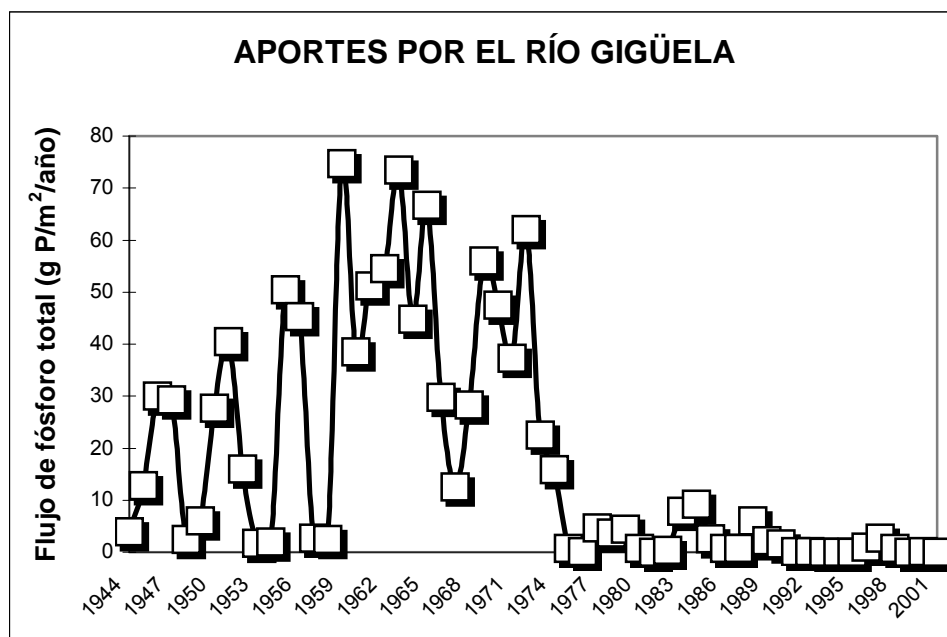


Figura 132. Flujos de entrada de fósforo total al humedal por los principales afluentes que desaguan en él.

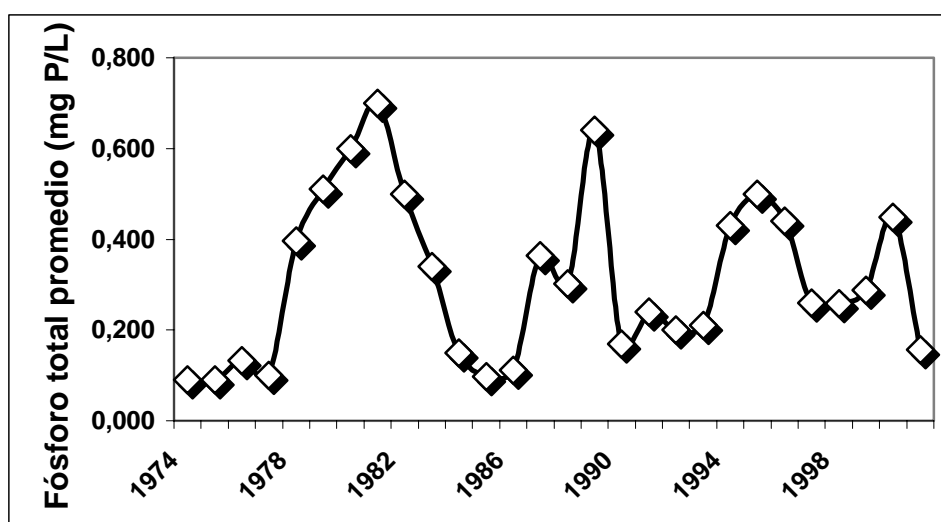


Figura 133. El fósforo total promedio anual en la estación del molino de Molemocho.

IV.4.b. Evolución temporal de la vegetación a largo plazo

La vegetación helofítica en Las Tablas ha experimentado unos cambios muy patentes durante los últimos 60 años, si nos atenemos a las pruebas suministradas por las fotos aéreas. A grandes rasgos, la tendencia ha ido en la dirección de la reducción de la superficie del humedal ocupada por la masiega y su sustitución paulatina por el carrizo y, en los años más recientes, aunque mi estudio ya no lo cubra, por la enea. Los mapas elaborados a partir de las fotografías aéreas muestran claramente esta tendencia (Figs. 134-140), cuya consecuencia más patente es que la masiega se halla ahora restringida casi exclusivamente a la porción nordeste del humedal y está prácticamente ausente de la zona suroeste (Figs. 138-140*). Dicho proceso puede considerarse terminado para comienzos de la década de 1990 (Fig. 138). La sequía de la década pasada propició el desarrollo espectacular del carrizo por todo el humedal, especialmente en su zona suroeste (Figs. 138, 140).

La superficie ocupada por agua libre ha ido cambiando con el tiempo, aunque sin una tendencia clara (Fig. 141) y oscilando entre el 15 y el 50% del total de la superficie inundable.

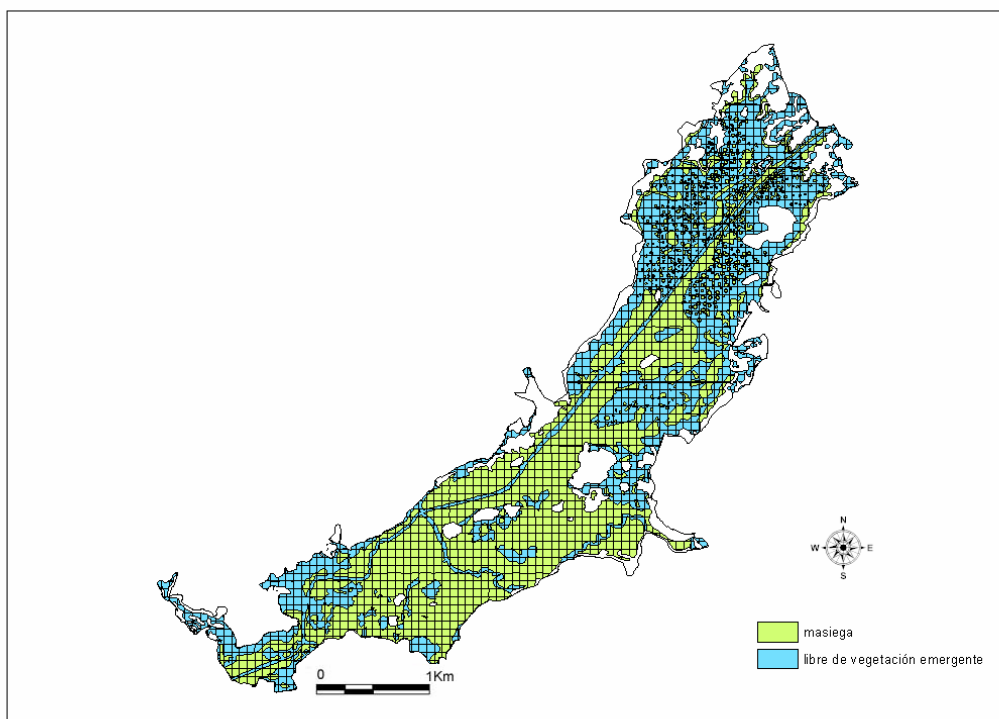


Figura 134. Mapa de la vegetación emergente en Las Tablas en 1945.

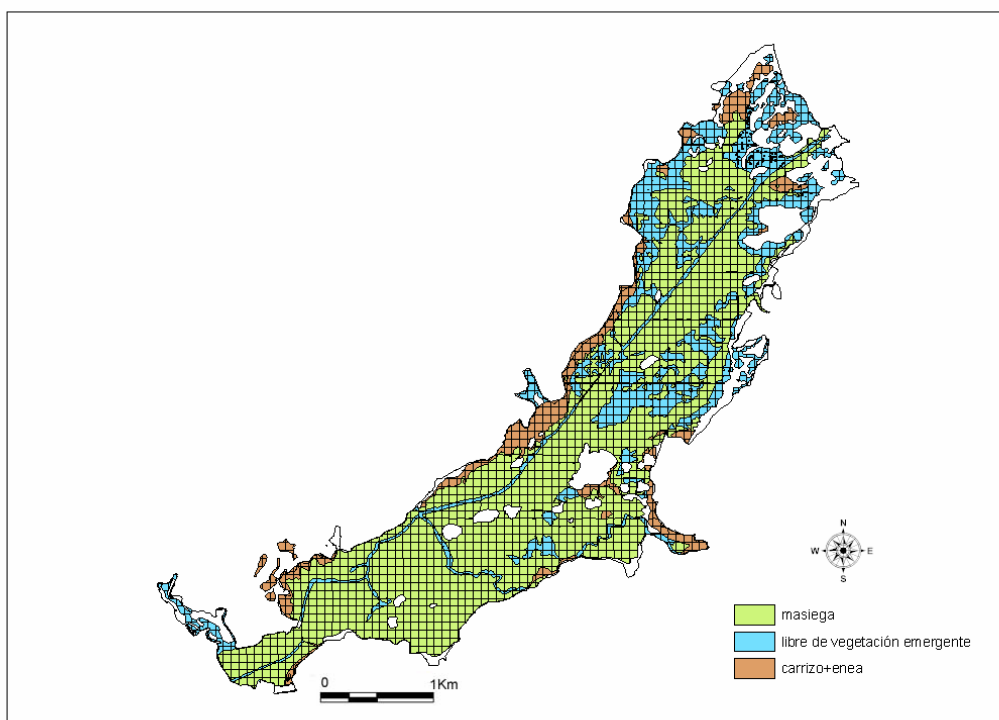


Figura 135. Mapa de la vegetación emergente en Las Tablas en 1956.

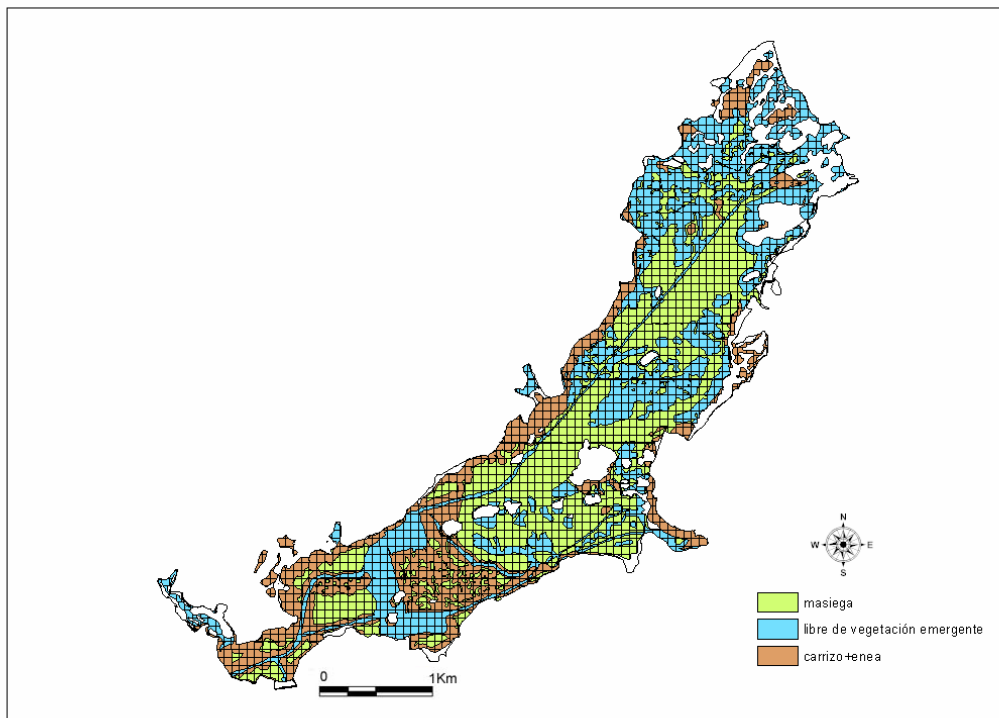


Figura 136. Mapa de la vegetación emergente en Las Tablas en 1977.

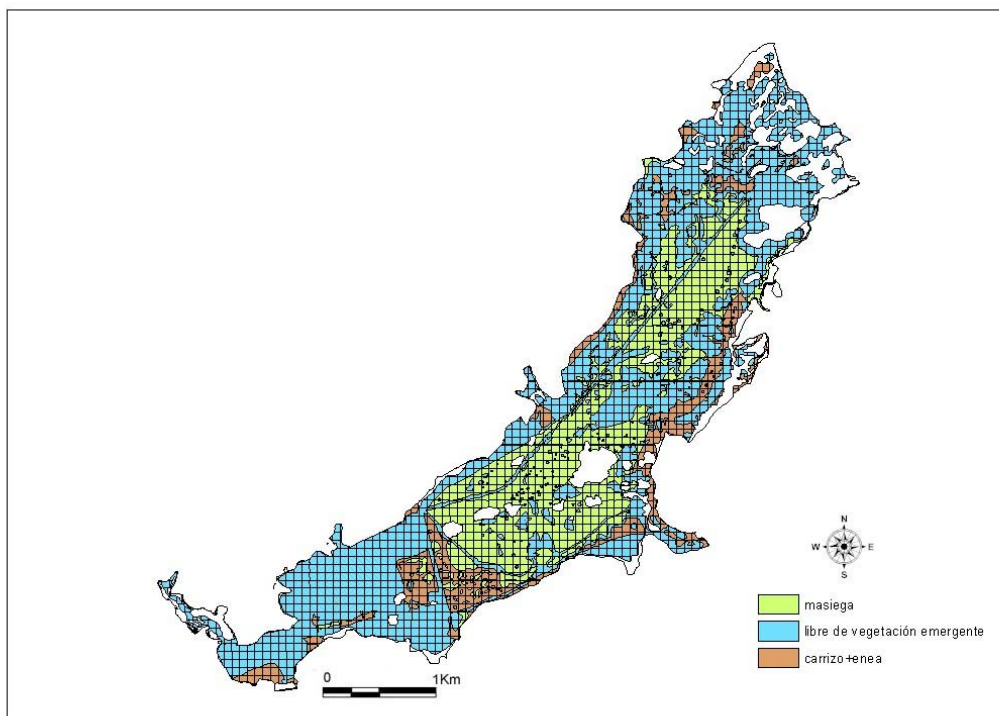


Figura 137. Mapa de la vegetación emergente en Las Tablas en 1984.

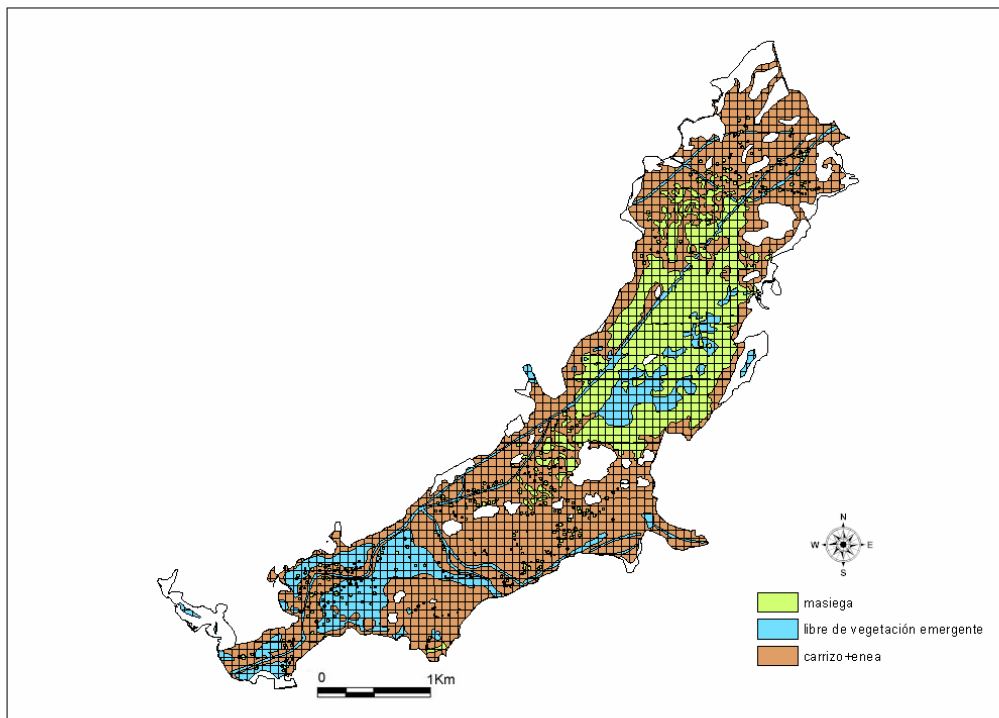


Figura 138. Mapa de la vegetación emergente en Las Tablas en 1993.

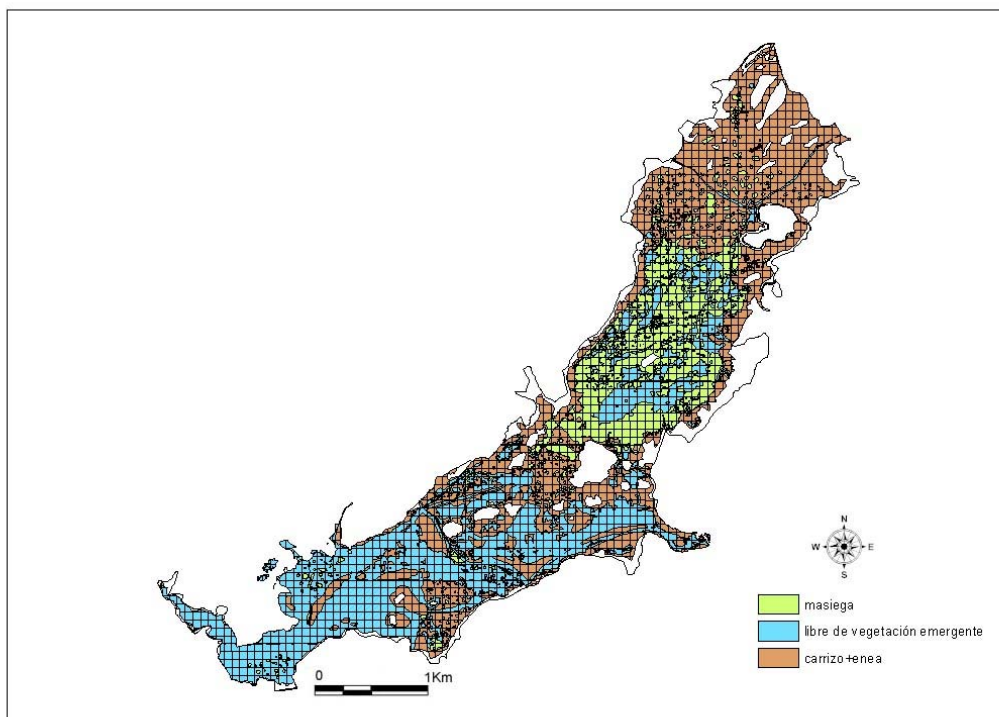


Figura 139. Mapa de la vegetación emergente en Las Tablas en 1997.

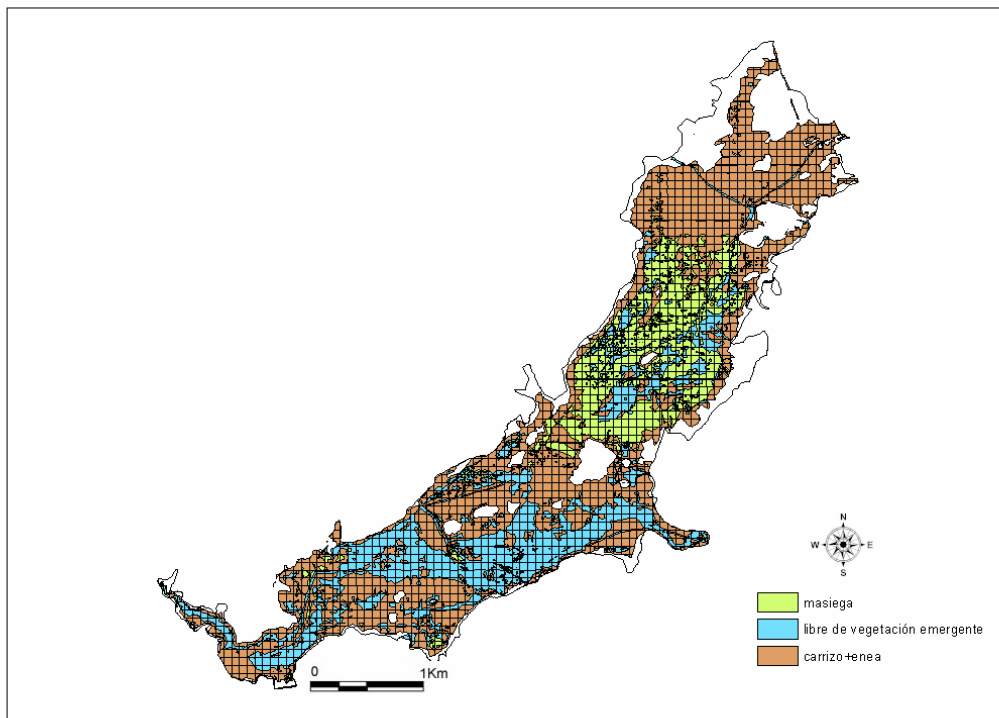


Figura 140*. Mapa de la vegetación emergente en Las Tablas en 2001.

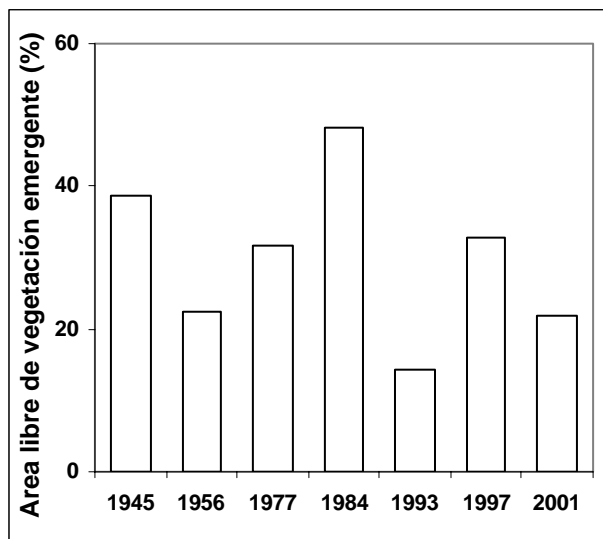


Figura 141. Evolución relativa de la superficie desprovista de vegetación en Las Tablas. La superficie de la zona inundable del humedal asciende a 1675 Ha.

A grandes rasgos, la cobertura de carrizo ha aumentado, mientras que la de masiega, tras alcanzar su máximo en 1956, ha disminuido a largo plazo (Fig. 142).

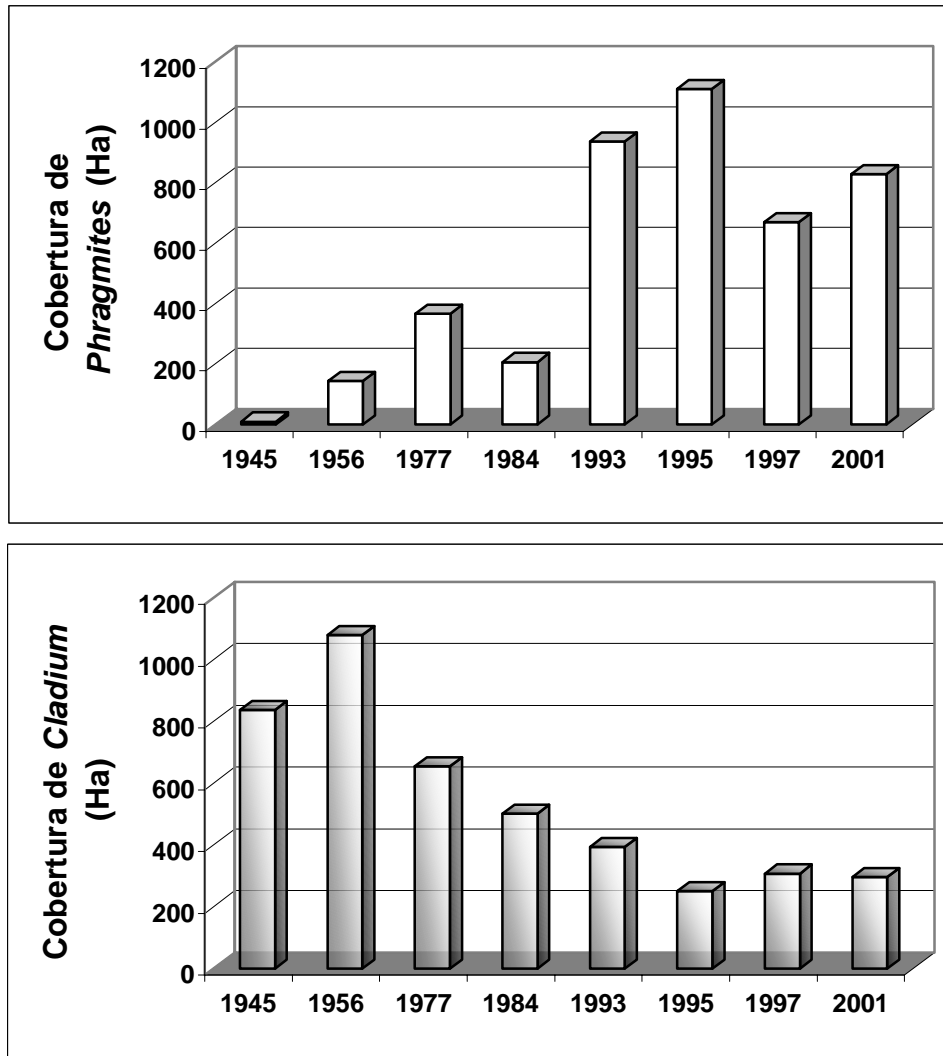


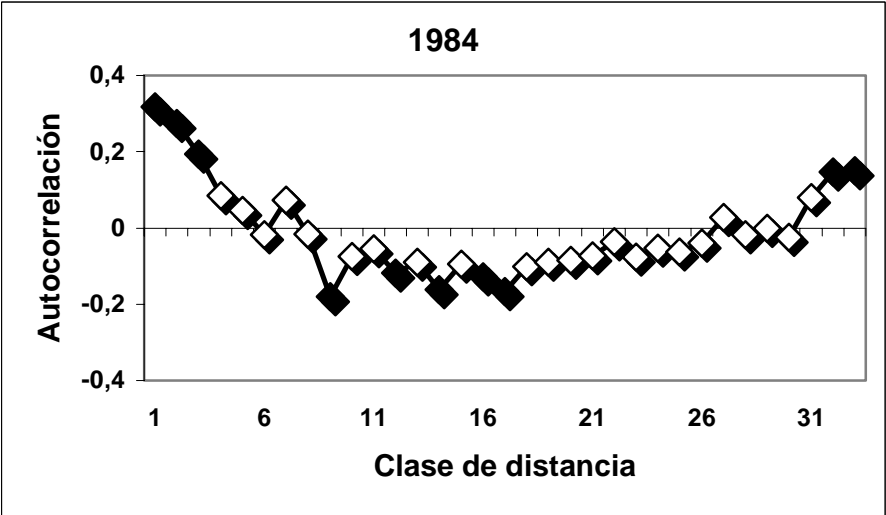
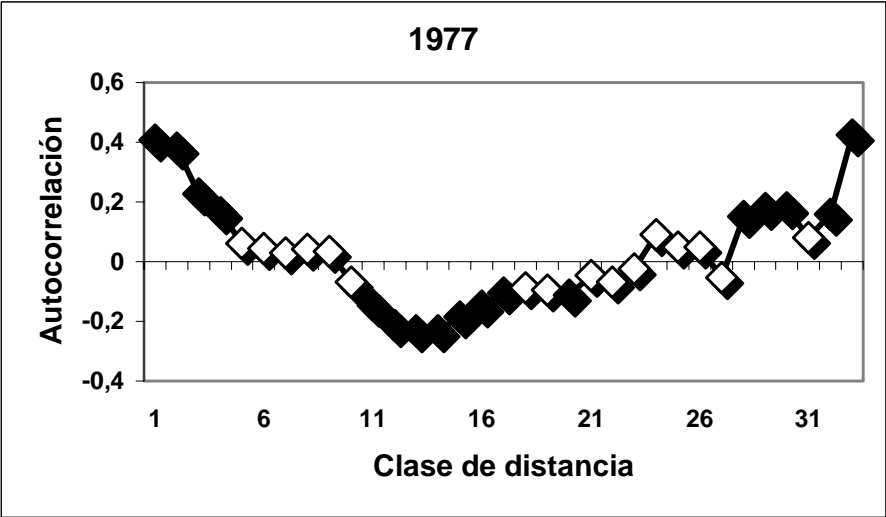
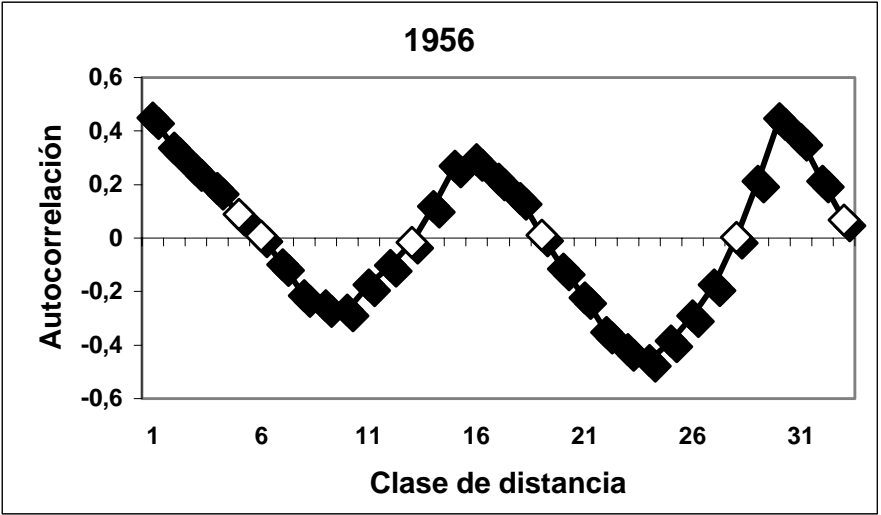
Figura 142. Cobertura total de las dos especies principales de plantas emergentes en el humedal basada en las fotos aéreas existentes.

IV.4.c. Pautas espaciales a largo plazo

Siguiendo el método de Oden (1984), todos los correlogramas en conjunto fueron estadísticamente significativos y mostraron algunos puntos críticos en determinadas clases de distancia que permitieron la definición de manchas

(Figs. 143, 145, 147, 149), es decir, la clase de distancia en la que el correlograma dejaba de ser estadísticamente significativo indicó el tamaño global promedio de la mancha en cada año o, lo que es lo mismo, una zona de la especie donde sus individuos estaban conectados espacialmente. Por ejemplo, en el caso del carrizo en 1956 (Fig. 143, panel superior) dicho correlograma dejó de ser estadísticamente significativo en la quinta clase de distancia, lo cual sugiere que el tamaño medio de mancha de carrizo para todo el humedal en ese año ascendió a 4 unidades de distancia, es decir, a $4 * 300$ metros = 1200 metros, dado que las celdillas usadas en el análisis tenían unas dimensiones de $300 * 300$ metros.

Todo esto puso de manifiesto que los tamaños de mancha fueron mucho mayores que las distancias entre dos celdillas vecinas de 9 Ha. Los correlogramas globales muestran un gradiente claro para ambas especies (Figs. 143, 145, 147, 149) asociado al río Gigüela. A veces, los correlogramas de carrizo (años 1956, 1993 y 1997) sugieren ondas espaciales y lo mismo sucede con el mapa de 1993 de la masiega (Legendre & Fortin, 1989). Los tamaños de mancha de la masiega cambiaron mucho durante todo el periodo de estudio, a juzgar por las autocorrelaciones, siendo más grandes al principio, disminuyendo más tarde durante el periodo de más importante afección antrópica (desde mediados de los '70 a mediados de los '90), para aumentar de nuevo en 2001 (tabla 12). Sin embargo, las escalas de mancha del carrizo fueron similares durante los años 1956-1977, incrementándose más tarde hasta alcanzar el tamaño medio de $1500 * 1500 \text{ m}^2$, que es estable desde la década de los años '90 del pasado siglo (tabla 12).



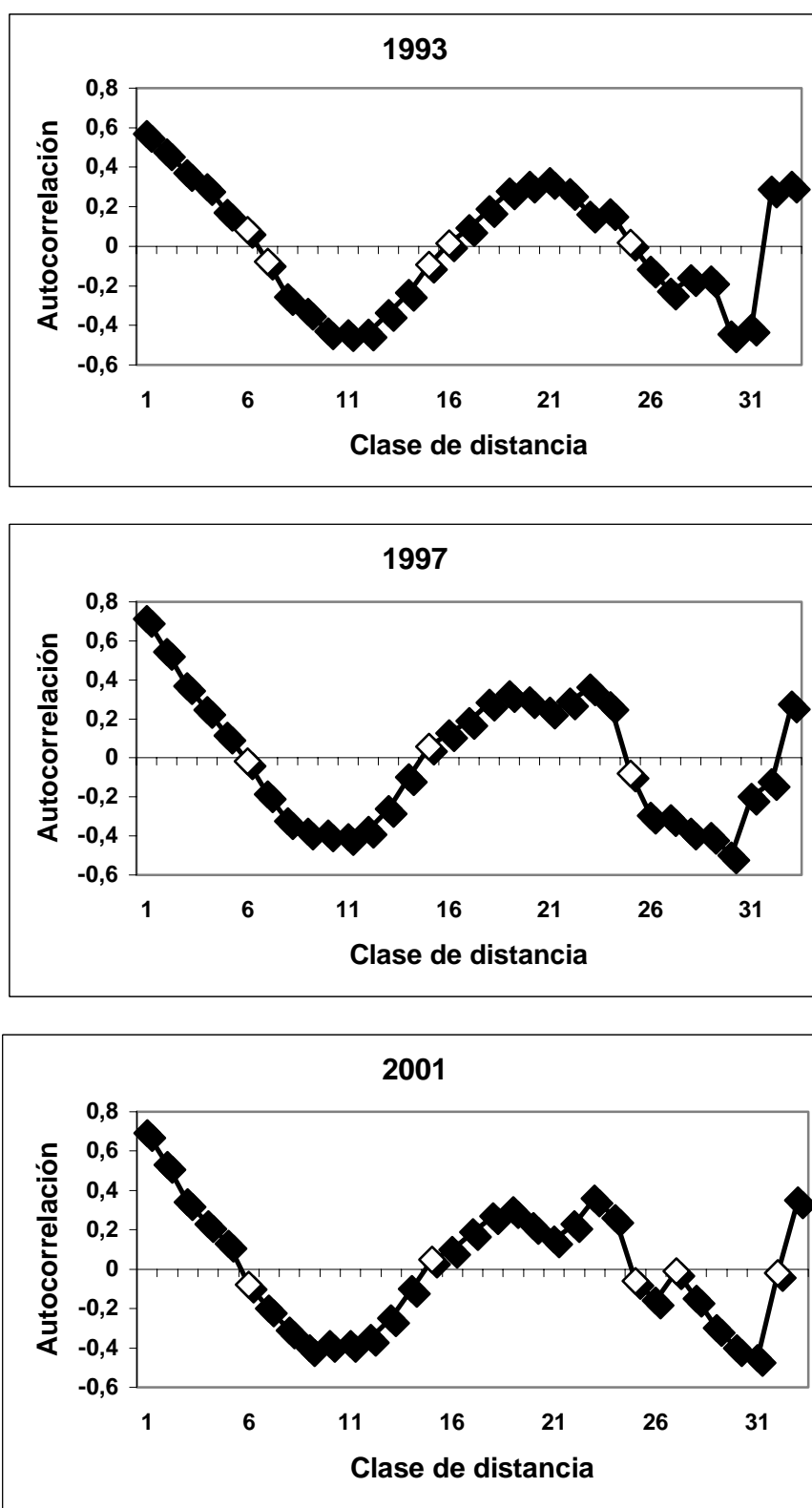


Figura 143. Autocorrelación espacial de la cobertura de carrizo durante el periodo 1956-2001 en Las Tablas. Los rombos opacos representan valores estadísticamente significativos ($p < 0,05$) tras la corrección de Bonferroni. Los rombos claros son valores no significativos.

Tabla 12. Áreas conectadas promedio de las manchas (Ha) de carrizo y masiega en el humedal durante el periodo 1945-2001, según el análisis de autocorrelación espacial. En el análisis sin tendencia espacial, ésta se eliminó ajustando una superficie de tendencia a los datos de cobertura (véase el Apartado III.3.c).

ANÁLISIS TOTAL		
	CARRIZO	MASIEGA
1945	–	324
1956	144	576
1977	144	144
1984	81	144
1993	225	81
1997	225	225
2001	225	324
ANÁLISIS SIN TENDENCIA ESPACIAL		
	CARRIZO	MASIEGA
1945	–	81
1956	81	81
1977	81	144
1984	81	144
1993	225	81
1997	225	225
2001	225	324

El análisis de aglomeración entre las pautas interanuales dio como resultado dos grandes grupos para el carrizo: uno previo a los impactos antrópicos y otro coincidente con los más acentuados (de 1984 en adelante; Fig. 144). En el caso de la masiega, parece acusar dicho efecto antrópico desde antes, ya que podía observarse en el correlograma de 1977, pues el análisis muestra dos grandes grupos: el de 1945-1956 y el restante (Fig. 146). En cualquier caso, el grado de conexión entre los dendrogramas del carrizo fue superior al de la masiega (es decir, el grado de similitud entre las pautas espaciales anuales fue

mayor en el carrizo), lo cual sugiere que las pautas espaciales cambiaron más acentuadamente en el periodo más reciente.

El análisis geoestadístico no reveló efectos sobre la distribución espacial de carrizo y masiega por el influjo de las aguas del río Guadiana, es decir, no se apreció un efecto E-W en el tamaño promedio de las manchas.

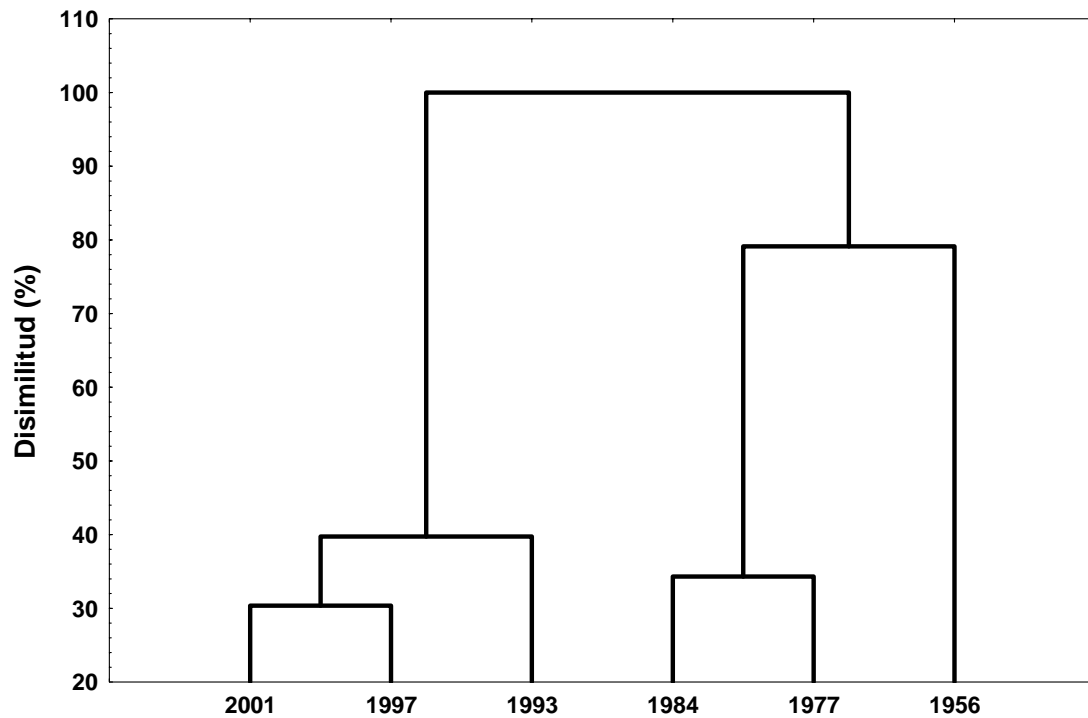
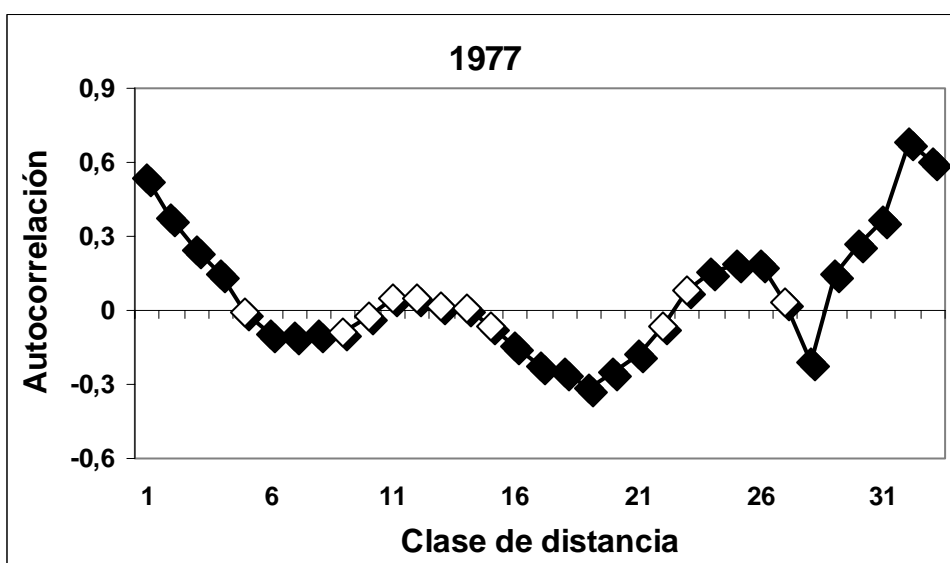
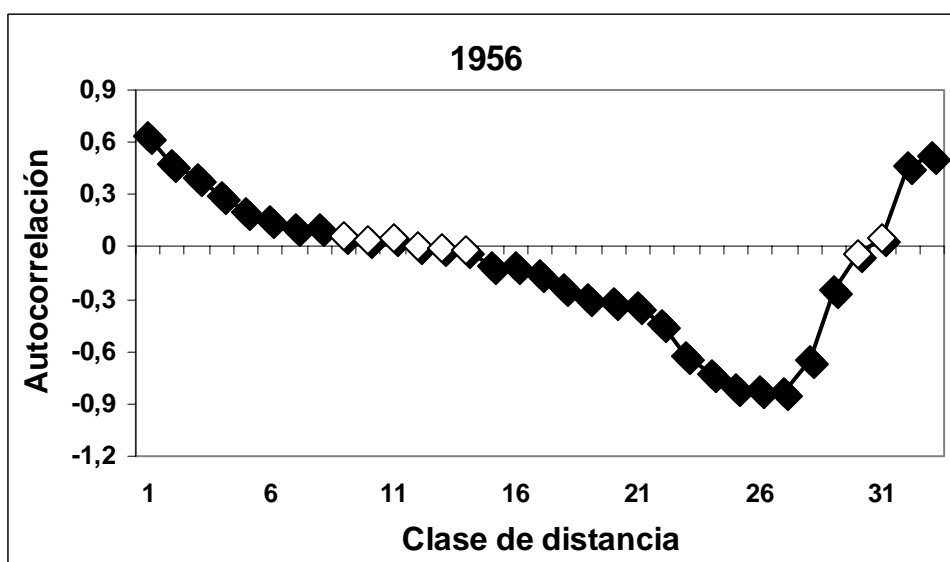
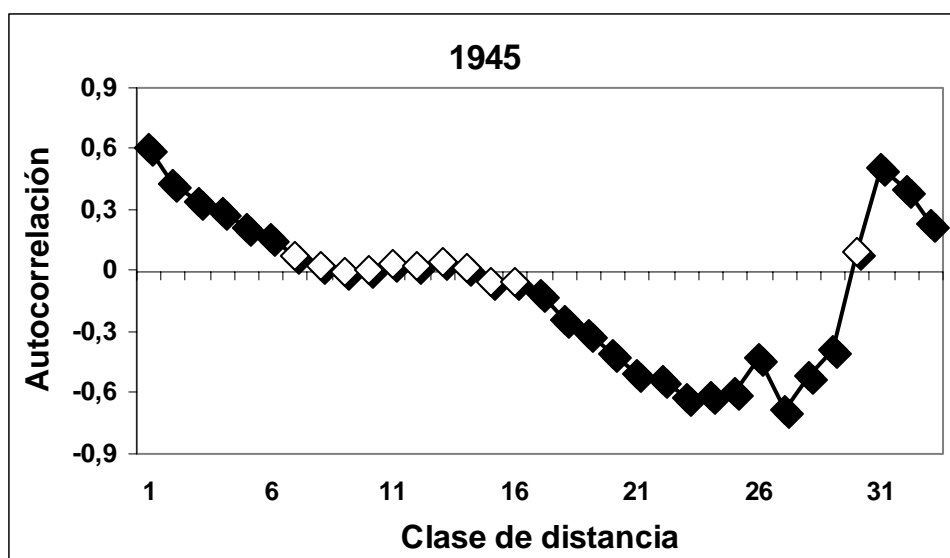
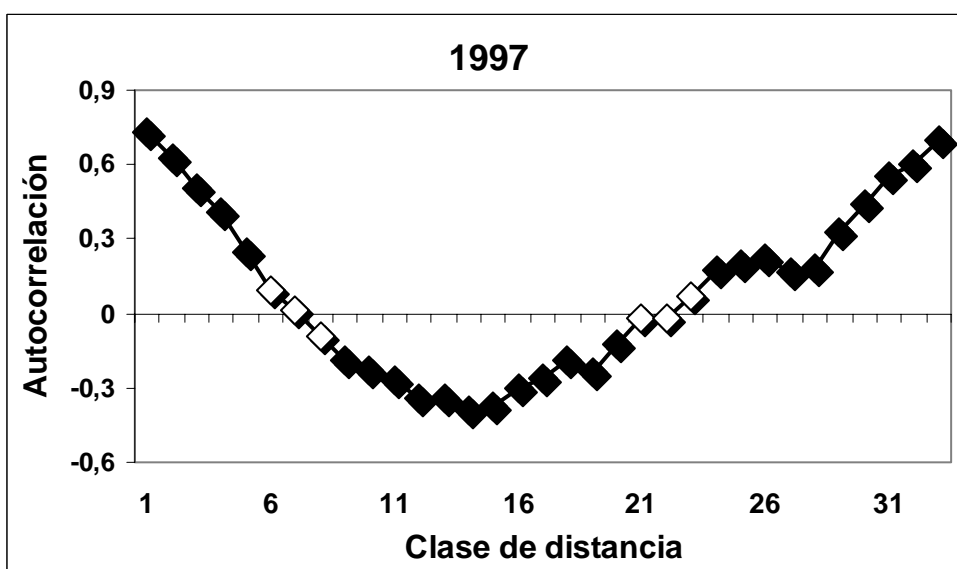
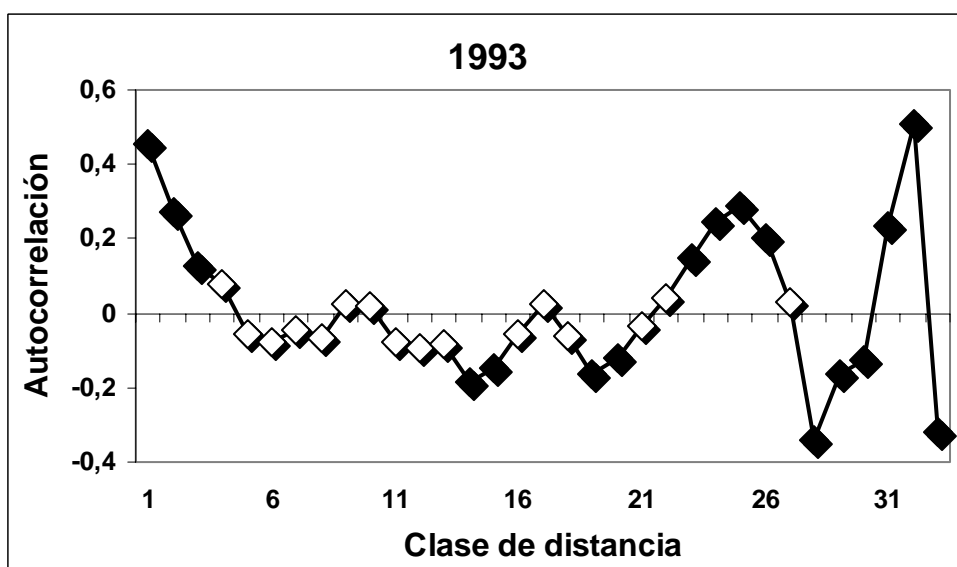
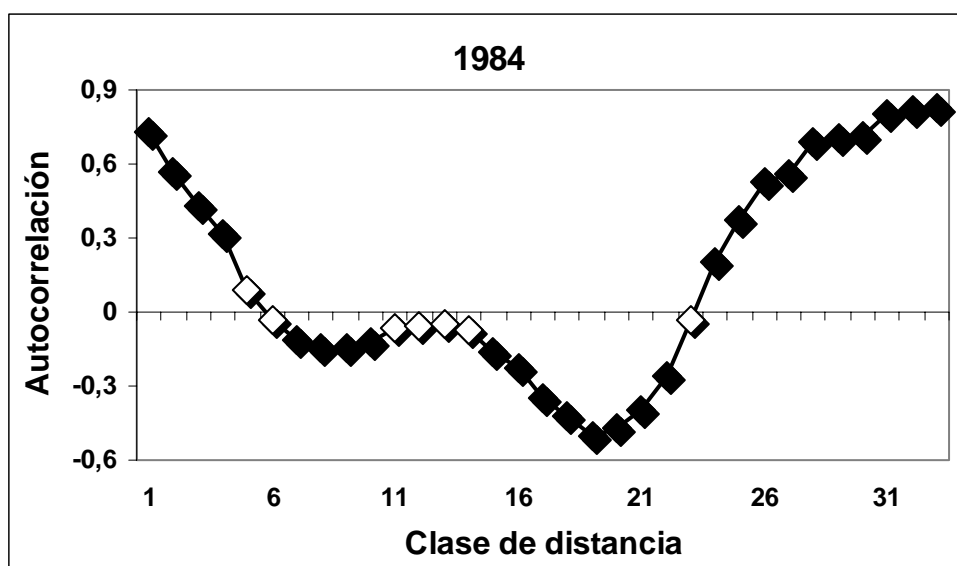


Figura 144. Dendrograma de las pautas espaciales del carrizo para el periodo 1956-2001 en Las Tablas.





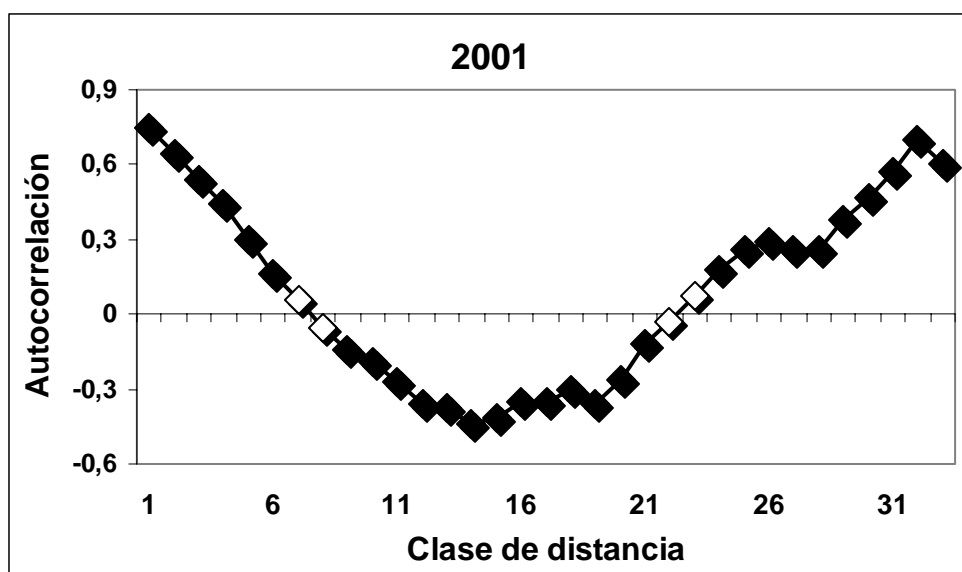


Figura 145. Autocorrelación espacial de la cobertura de la masiega durante el periodo 1945-2001 en Las Tablas. Los rombos opacos representan valores estadísticamente significativos ($p < 0,05$) tras la corrección de Bonferroni. Los rombos claros son valores no significativos.

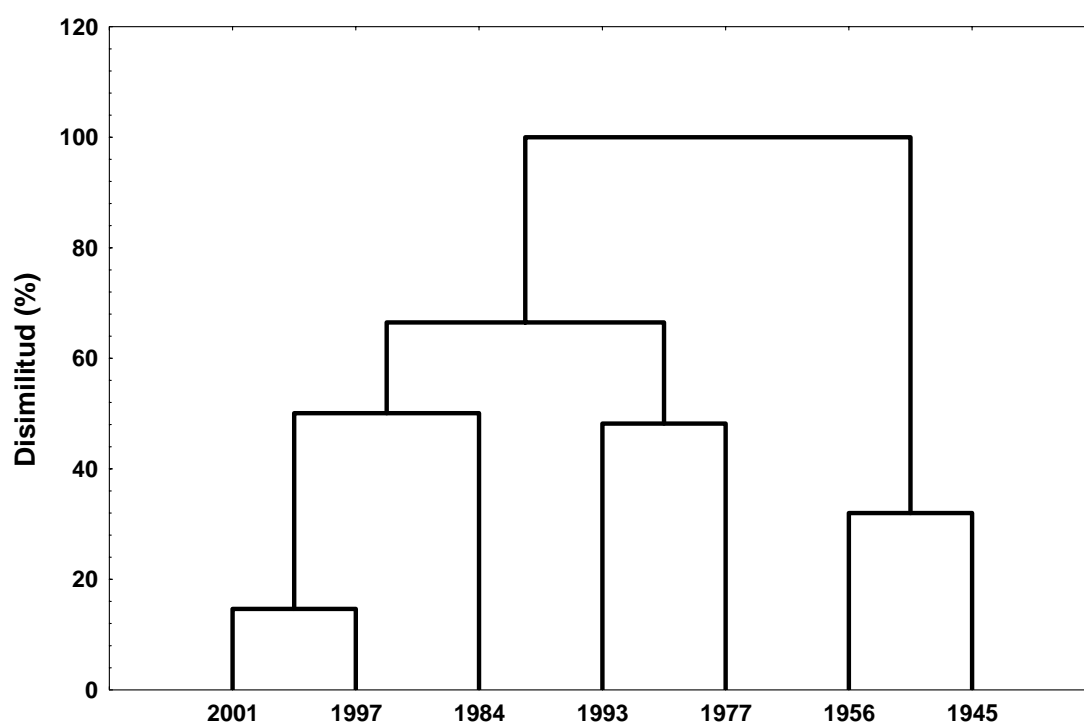
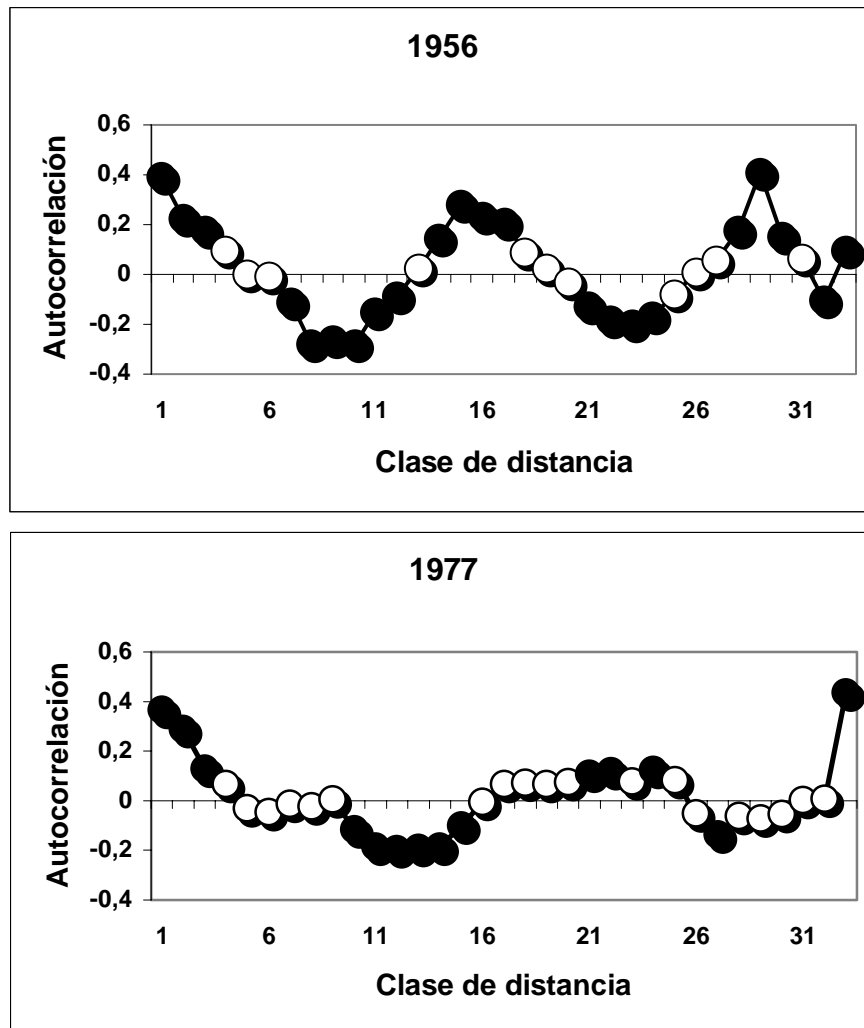


Figura 146. Dendrograma de las pautas espaciales de la masiega para el periodo 1945-2001 en Las Tablas.

Cuando se eliminó el gradiente espacial principal NE-SW, aparecieron algunas nuevas pautas que antes no eran patentes (Figs. 147, 149; tabla 12). Tanto el carrizo (en 1956-1977) como la masiega (en 1945-1956) mostraron tamaños menores de manchas una vez descartado el efecto del gradiente durante las primeras décadas del estudio.



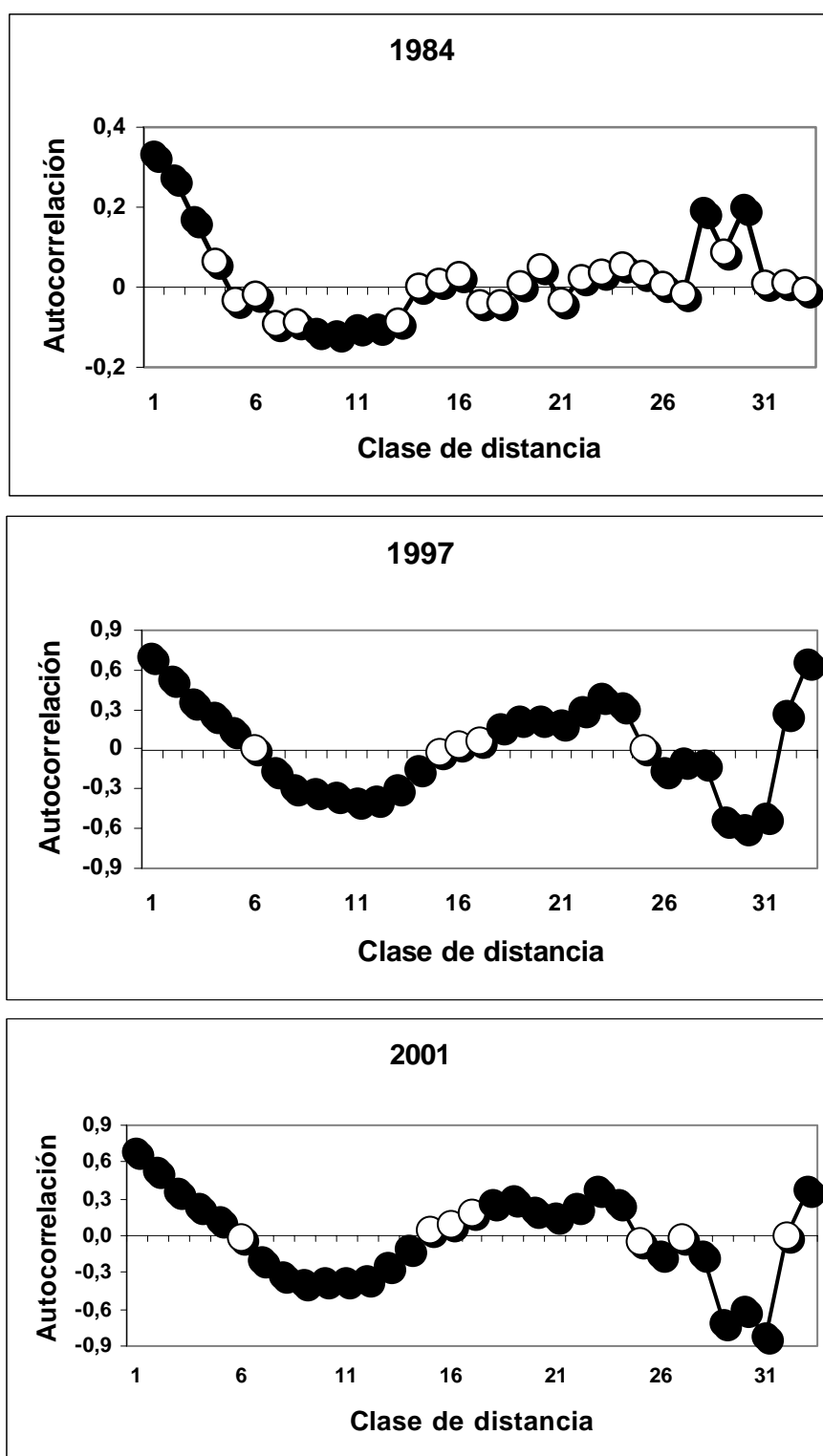


Figura 147. Autocorrelación espacial de la cobertura de carrizo durante el periodo 1956-2001 en Las Tablas, tras haber eliminado la tendencia espacial asociada al gradiente principal del humedal (NE-SW). La gráfica de 1993 falta porque en los datos espaciales originales no había correlación serial, de acuerdo con un "test" de Durbin-Watson ($p > 0,05$). Los rombos opacos representan valores estadísticamente significativos ($p < 0,05$) tras la corrección de Bonferroni. Los rombos claros son valores no significativos.

Los dendrogramas de las pautas espaciales de ambas especies fueron similares antes y después de eliminada la tendencia (Figs. 144 y 148, 146 y 150). No obstante, la similitud entre las pautas de los distintos años fue menor en los dendrogramas sin gradiente espacial.

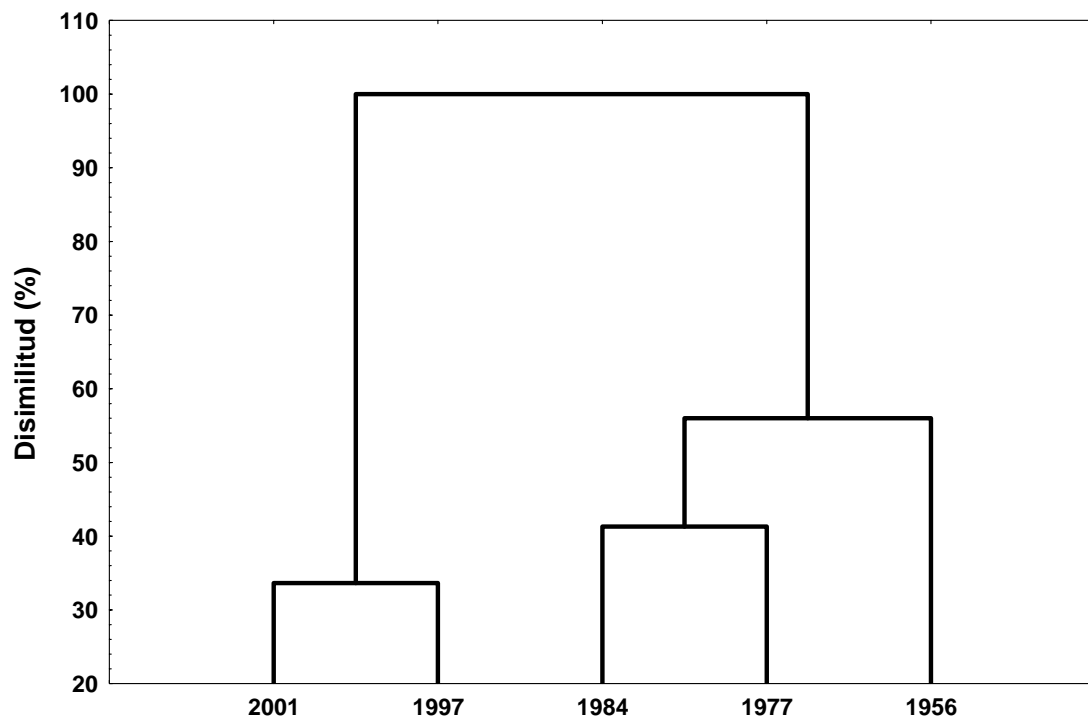
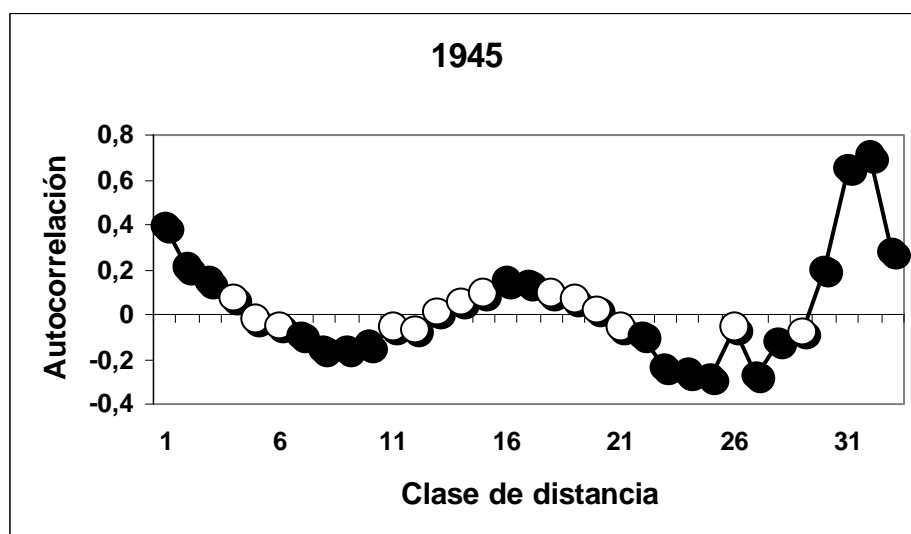
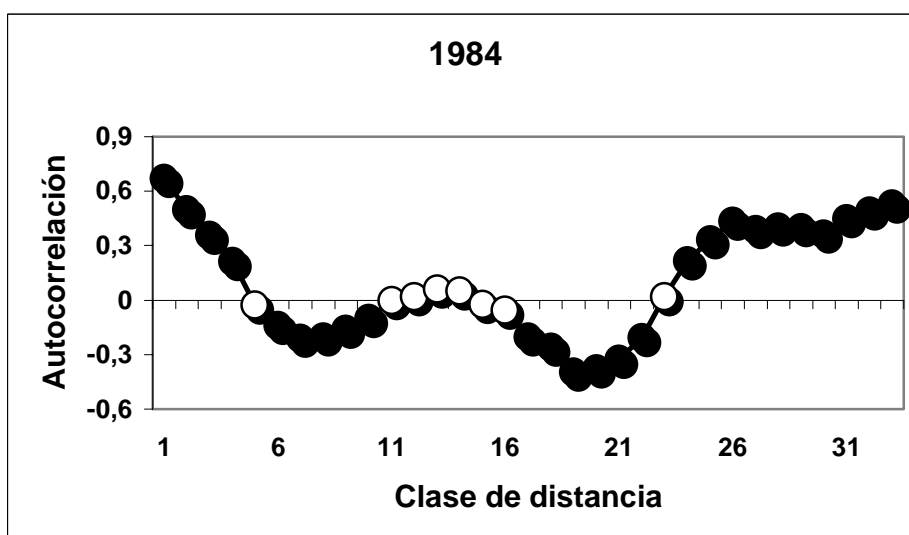
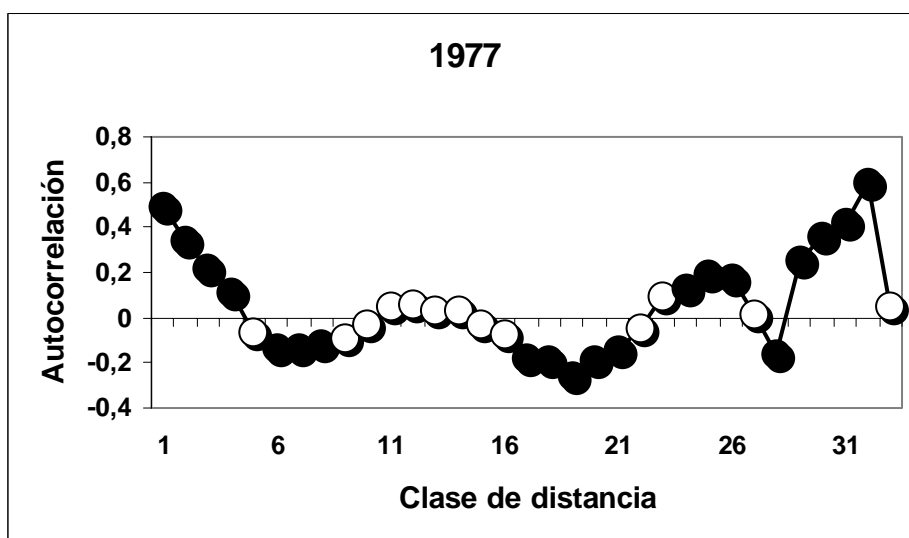
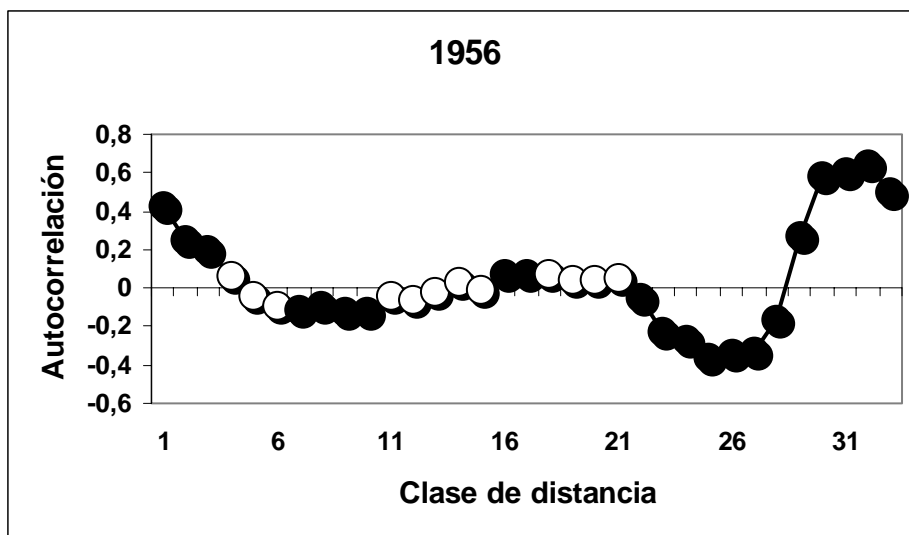


Figura 148. Dendrograma de las pautas espaciales del carrizo, tras haber eliminado el gradiente espacial NE-SW, para el periodo 1956-2001 en Las Tablas.





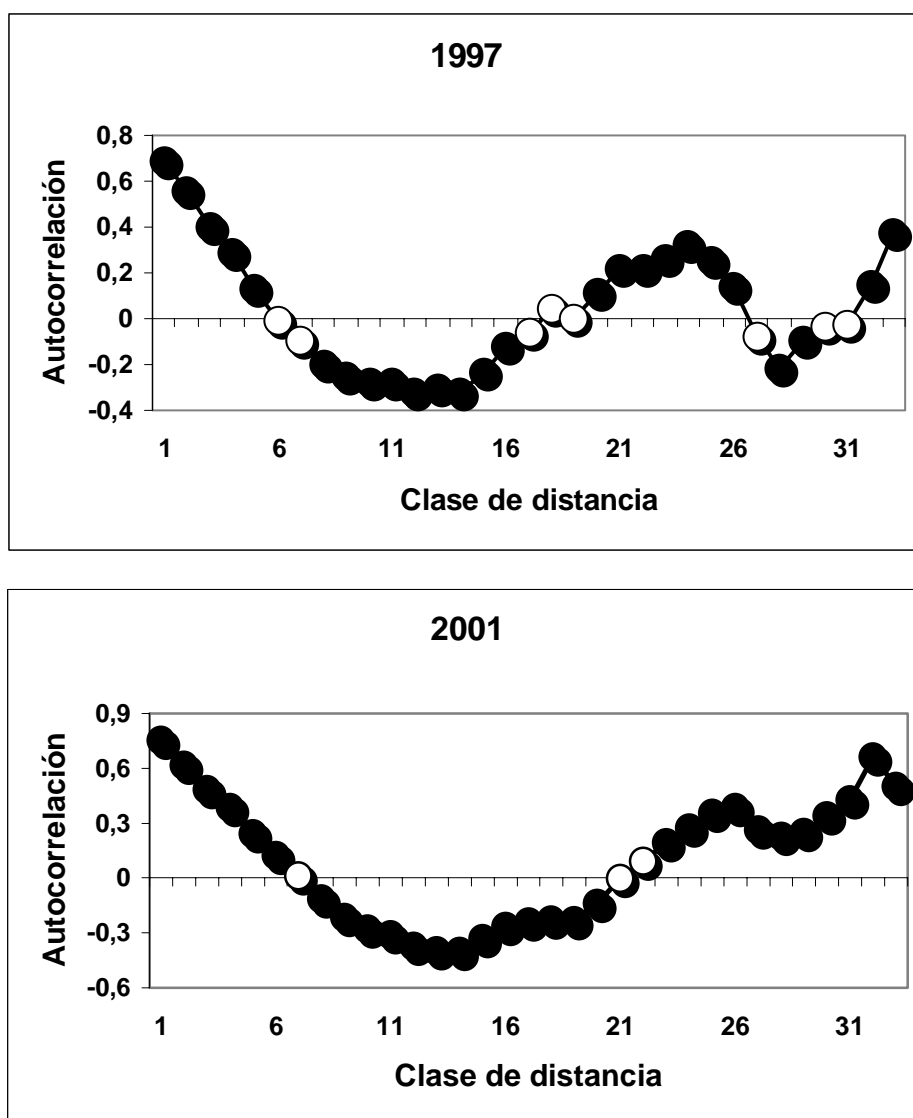


Figura 149. Autocorrelación espacial de la cobertura de masiega durante el periodo 1945-2001 en Las Tablas, tras haber eliminado la tendencia espacial asociada al gradiente principal del humedal (NE-SW). La gráfica de 1993 falta porque en los datos espaciales originales no había correlación serial, de acuerdo con un "test" de Durbin-Watson ($p > 0,05$). Los rombos opacos representan valores estadísticamente significativos ($p < 0,05$) tras la corrección de Bonferroni. Los rombos claros son valores no significativos.

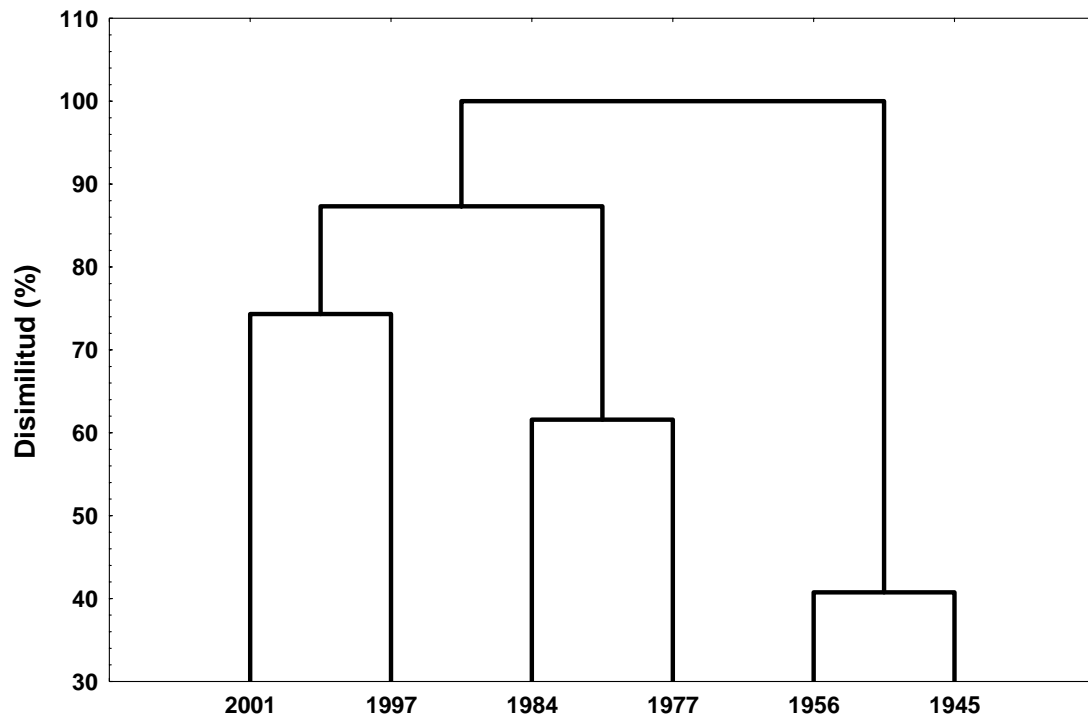


Figura 150. Dendrograma de las pautas espaciales de la masiega, tras haber eliminado el gradiente espacial NE-SW, para el periodo 1945-2001 en Las Tablas. Se ha eliminado del "cluster" el año 1993 porque no había correlación serial en sus datos originales y, así, no fue preciso eliminar su tendencia espacial.

Este análisis de pautas espaciales demuestra cómo el impacto antrópico afectan a la heterogeneidad espacial de la vegetación emergente. Dichas pautas tienen claramente dos componentes: una exógena y una endógena. La primera se debe al gradiente NE-SW generado por la descarga de agua por el río Gigüela, mientras que la segunda es producto de la biología de las especies, lo cual viene indicado por los correlogramas efectuados sobre los datos totales y sobre los datos tras eliminar la tendencia espacial (Figs. 143, 145, 147, 149). Las escalas de autocorrelación fueron mayores cuando se sumaron ambos efectos (tabla 12) y las pautas intrínsecas a la biología de las especies fueron generalmente distintas que las debidas a ambos componentes (véanse las similitudes entre los distintos años de los dendrogramas; Figs. 144, 146, 148, 150). Sin embargo, usando el análisis geoestadístico, no apreciamos un gradiente claro E-W debido a la entrada de las aguas del río Guadiana en el humedal, aunque es cierto que dicha entrada se interrumpió en 1986, pero tampoco se observó antes.

Por lo tanto, el efecto del gradiente NE-SW fue común a ambas especies, pero los efectos de la biología de las mismas difirieron. El carrizo es una planta de crecimiento anual, y más veloz que la masiega (véase el Apartado IV.2.b), en su parte aérea (Haslam, 1972), mientras que la masiega es una planta de crecimiento plurianual en su parte aérea, pero que crece más lentamente (véase el Apartado IV.2.b; Conway, 1942). Los dendrogramas reflejan esas diferencias entre las características biológicas, pues los "clusters" de la masiega sin tendencia espacial (compárense las Figs. 146 y 150) son más disímiles que cuando la tienen; el carrizo cambia las relaciones entre los grupos de los "clusters" totales a los que carecen de tendencia espacial (Figs. 144 y 148). En el carrizo, este hecho podría indicar alguna resiliencia de las pautas espaciales generada por procesos biológicos y no abióticos. Otros estudios (Sokal, 1979; Tilman & Kareiva, 1997) han mostrado cómo las pautas espaciales de la densidad pueden producirse por procesos diferentes, tanto exógenos (por ejemplo, un gradiente abiótico) como endógenos (la biología de la especie). La dispersión de semillas o de propágulos asexuales, la distribución de nutrientes (y la eutrofización en el caso de Las Tablas), la inundación son algunos de los procesos que podrían estar actuando en ambientes similares (Pastor *et al.*, 1999), pero -como hemos visto- pueden generarse distintas pautas espaciales dependiendo de los diferentes causas.

Los estudios de autocorrelación espacial de los helófitos presentes en los humedales son inexistentes. Son mucho más frecuentes en bosques (Camarero & Gutiérrez, 1999; Mladenoff *et al.*, 1993; Frelich & Reich, 1995) o en pastos (Wu & Levin, 1994). No obstante, permiten averiguar el grado de conexión entre las grandes manchas de cada especie, deducir cómo ha tenido lugar su crecimiento o contracción y especular con fundamento sobre los agentes causales.

En conclusión, este Apartado demuestra que la escala espacial a la que se presentan las especies de helófitos emergentes en Las Tablas viene determinada por la interacción entre los gradientes ambientales, parte de los cuales se deben al impacto antrópico, y a la biología de las especies. Ese

juego, por lo tanto, produce unas distribuciones cambiantes de las especies en el humedal y origina las diferentes fisonomías que se han ido observando a lo largo de los años.

IV.4.d. Indicadores cuantitativos del paisaje a largo plazo

El contagio promedio entre las distintas especies del humedal aumenta hasta 1956 para disminuir más tarde (Fig. 151). La gran extensión de la masiega y sus interconexiones en el momento de mejor desarrollo de la misma, cuando no había prácticamente efectos antrópicos, produce un paisaje más conectado. Luego, paulatinamente, va generándose un paisaje más fracturado.

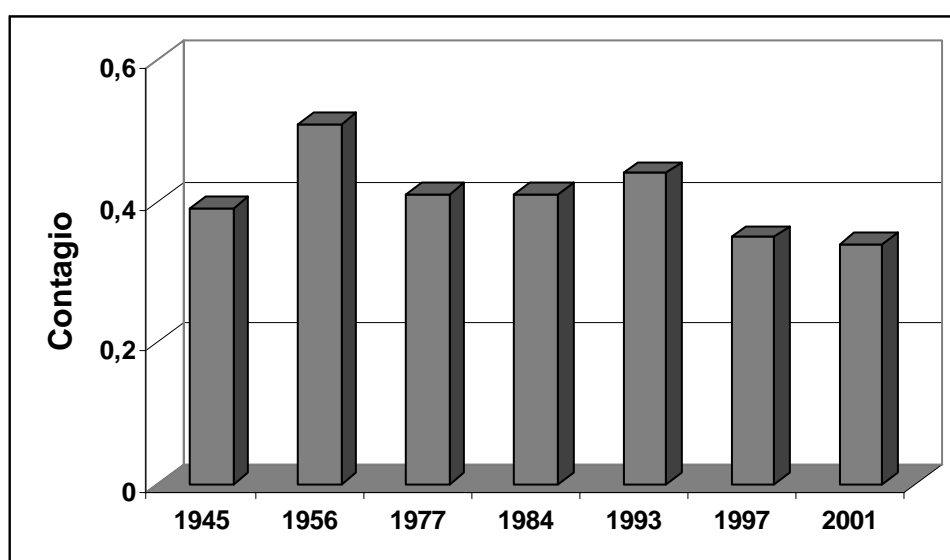


Figura 151. El contagio promedio en el paisaje del humedal durante el periodo 1945-2001.

En cuanto a la dominancia del paisaje, se hace más heterogéneo con el tiempo (Fig. 152). Al comienzo, en 1945, prácticamente todo él está compuesto por masiega. Después, va desapareciendo la masiega y se expanden más otros helófitos: carrizo, en primer lugar, pero también *Typha domingensis* y *Scirpus maritimus*, a medida que cambia el hidroperiodo como efecto antrópico.

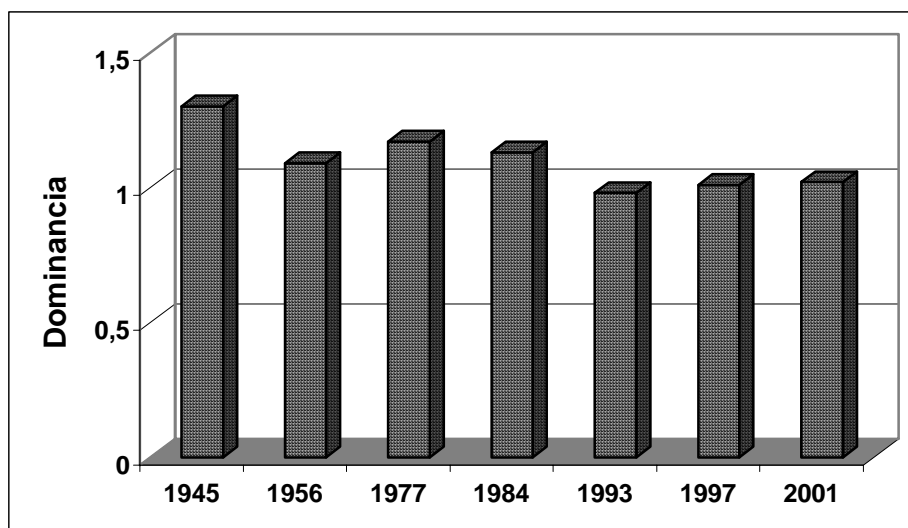


Figura 152. La dominancia del paisaje durante el periodo 1945-2001 en el humedal.

La forma del paisaje, medida como su dimensión fractal, prácticamente no cambia con el tiempo hasta 1984; después, se aprecia una tendencia descendente en la variable durante la sequía de la pasada década para volver a ascender más tarde, pero sin llegar a los valores de hace 20 años (Fig. 153). Si analizamos la dimensión fractal por separado para cada especie, se aprecia una tendencia decreciente de la masiega y otra creciente del carrizo, pero no son concomitantes (Fig 154). La forma de la cobertura del carrizo siempre alcanza unos valores algo superiores a los de la masiega, lo cual sugiere que su cobertura es ligeramente más compleja que la de *Cladium* en Las Tablas.

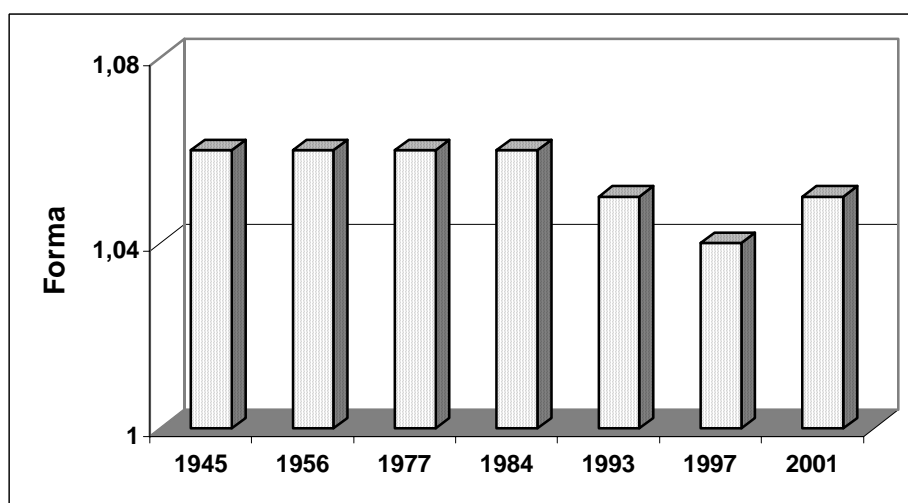


Figura 153. La forma del paisaje del humedal, medida como la dimensión fractal promedio durante el periodo 1945-2001.

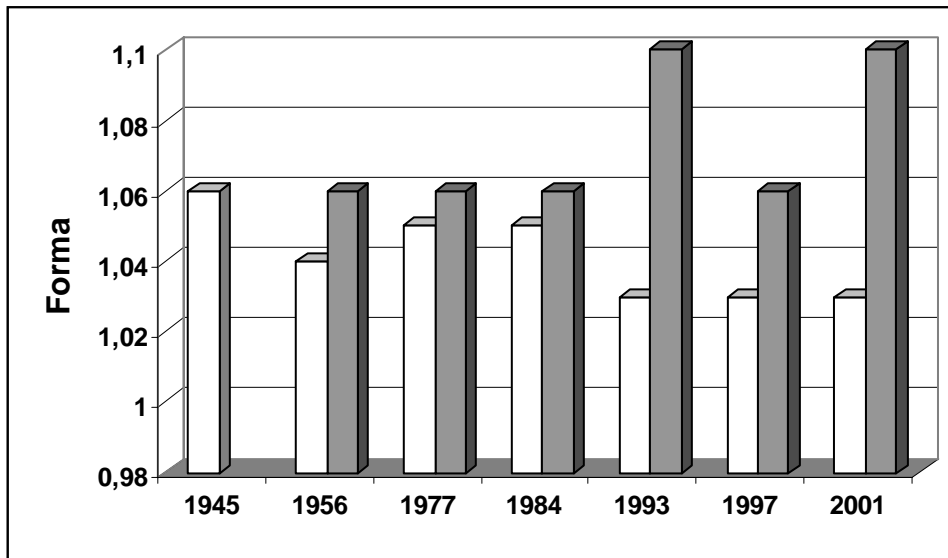


Figura 154. La forma del paisaje producido por la masiega (barras blancas) y el carrizo (barras grises), medida como la dimensión fractal promedio de cada mapa de coberturas durante el periodo 1945-2001.

Los cambios a largo plazo en el número total de manchas por especie son otro indicador del grado de fragmentación de cada una en Las Tablas. Así, el carrizo, partiendo de una cobertura mínima en 1945, muestra una fragmentación ascendente hasta 1993, año que fue el más favorable para la conexión de sus poblaciones y que, por tanto, muestra el valor mínimo de este parámetro (Fig. 155). En 2001 es cuando el grado de fragmentación del carrizo fue el más elevado.

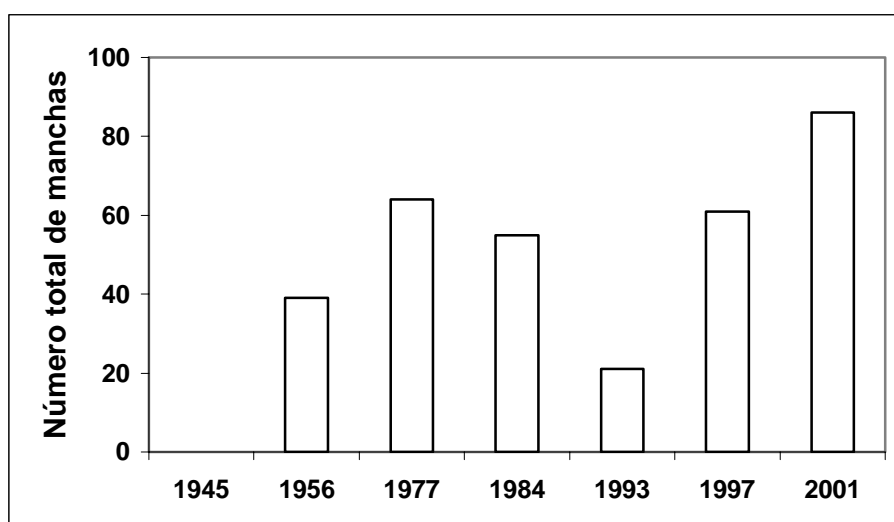


Figura 155. Número total de manchas de carrizo en el humedal durante el periodo 1945-2001.

En el caso de la masiega, sucede algo similar. Cuando su crecimiento fue mayor, el número total de manchas fue el más reducido (Fig. 156), para experimentar la mayor fragmentación durante las épocas más secas (1945 y década de 1990).

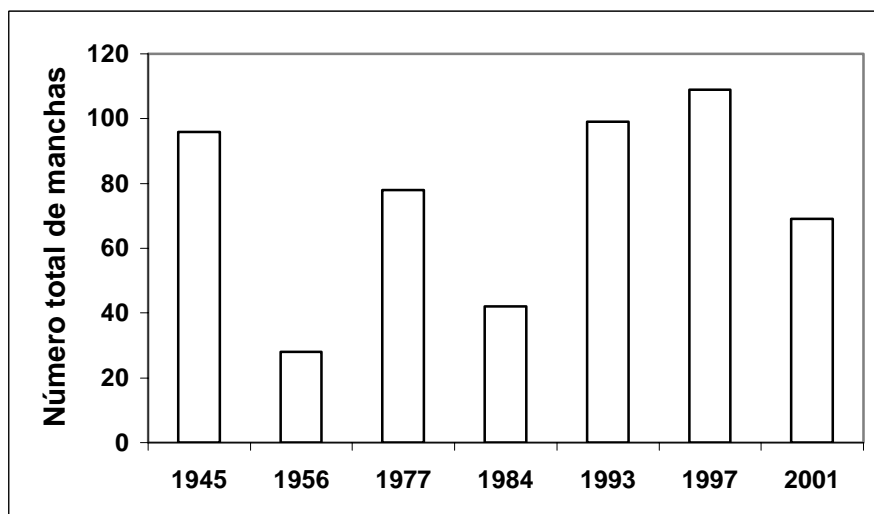


Figura 156. Número total de manchas de masiega en el humedal durante el periodo 1945-2001.

A nivel del paisaje asistimos a una disminución de la dominancia y a un aumento de la fragmentación. De un humedal constituido fisonómicamente casi en exclusiva por la masiega a mediados del pasado siglo, hemos pasado a un ambiente donde carrizo y masiega (y desde 2001, enea, pero nuestro estudio en esta tesis acaba en 2001) constituyen más manchas, más pequeñas, más fragmentadas. Un paisaje más heterogéneo, en suma.

La conectividad entre las manchas de cada especie de helófito es inversa a la distancia entre las manchas (Godwin & Fahrig, 2002), como se deduce también de los estudios de autocorrelación espacial (véase el Apartado IV.4.c). Sin embargo, se ha constatado que la influencia sobre la conectividad de los elementos del paisaje (en nuestro caso, las manchas de cada helófito) es inferior a la que ejerce el hábitat. De nuevo esto se constata en el resultado de mis estudios de autocorrelación: las diferencias entre correlogramas vienen dadas por el hábitat (inundación y calidad del agua) y, en menor medida y sólo hasta 1977, por las características intrínsecas a las especies.

Al igual que en otros estudios (Mladenoff *et al.*, 1993; Liu & Cameron, 2001), la dimensión fractal de este paisaje disminuye con el tiempo (Fig. 153).

IV.4.e. Variables de control de la cobertura a largo plazo

Los flujos de entrada al humedal no se relacionaron de modo estadísticamente significativo con las coberturas de la vegetación en el mismo ($p < 0,05$).

Observamos una relación inversa entre las coberturas totales de carrizo y masiega en el humedal a largo plazo (Fig. 157) e incluso entre la cobertura del carrizo y la superficie libre de vegetación emergente, cosa que no se apreció con la masiega. Estos resultados sugieren que ambas especies covariaron por el espacio disponible, pero que el carrizo fue ocupando más bien el espacio libre de vegetación emergente.

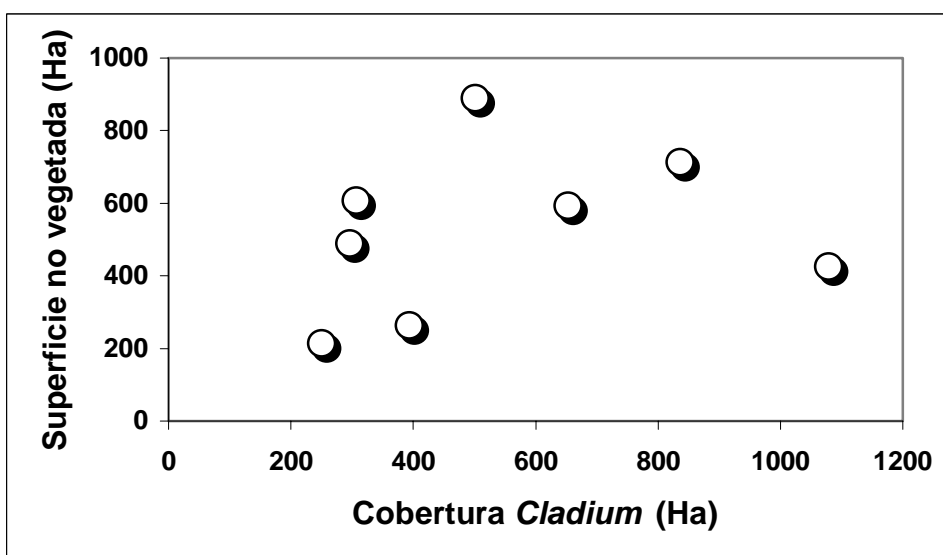
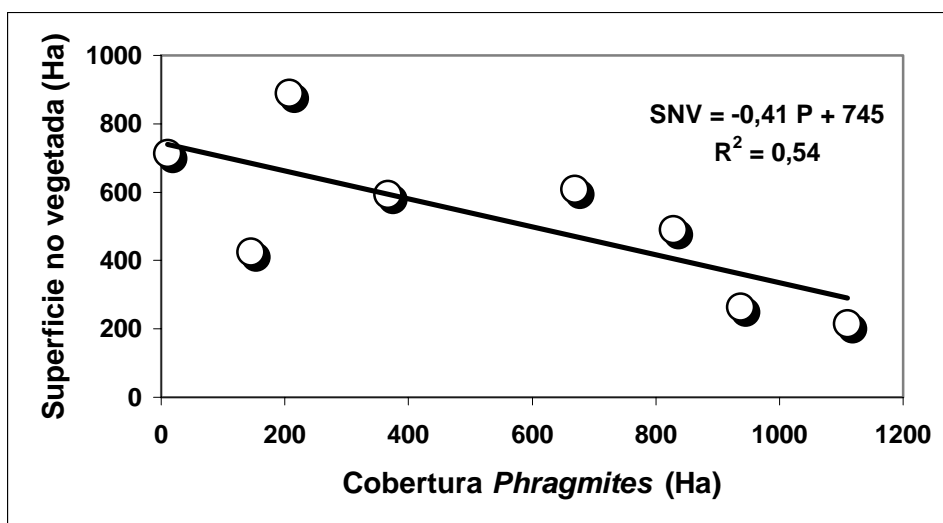
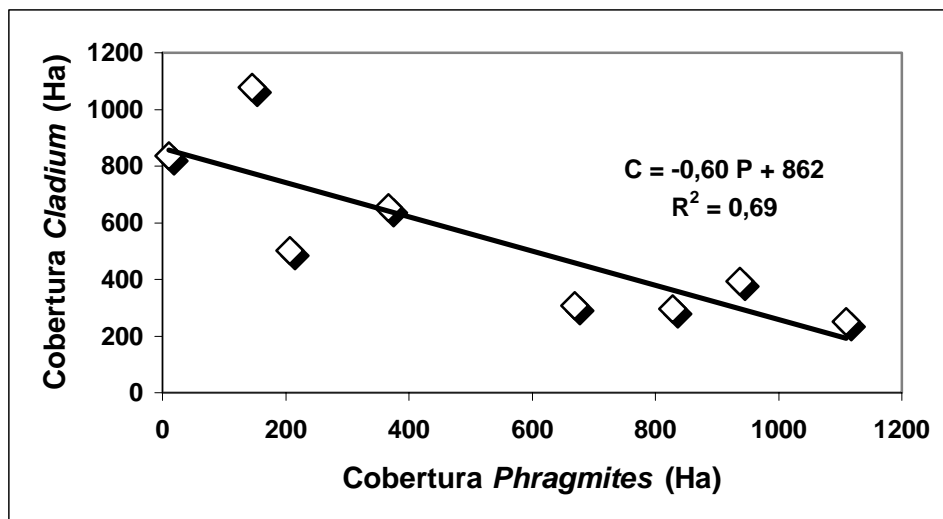


Figura 157. Relaciones entre coberturas totales de *Cladium*, *Phragmites* y superficie no vegetada en el Parque Nacional Las Tablas de Daimiel. Datos tomados de fotografías aéreas realizadas en el periodo 1945-2001.

Las coberturas totales de carrizo y masiega en el humedal se correlacionaron de modo estadísticamente significativo con la inundación promedio del humedal en el año precedente, aunque de modo inverso: a mayor inundación, mayor cobertura de masiega al año siguiente, mientras que la mayor inundación reducía la cobertura del carrizo un año más tarde, si bien la varianza explicada por esta última relación era inferior (Fig. 158). Intenté también correlaciones sin desfase entre inundación y cobertura, pero la varianza explicada era inferior y con desfase de dos años ya no era estadísticamente significativa ($p > 0,05$).

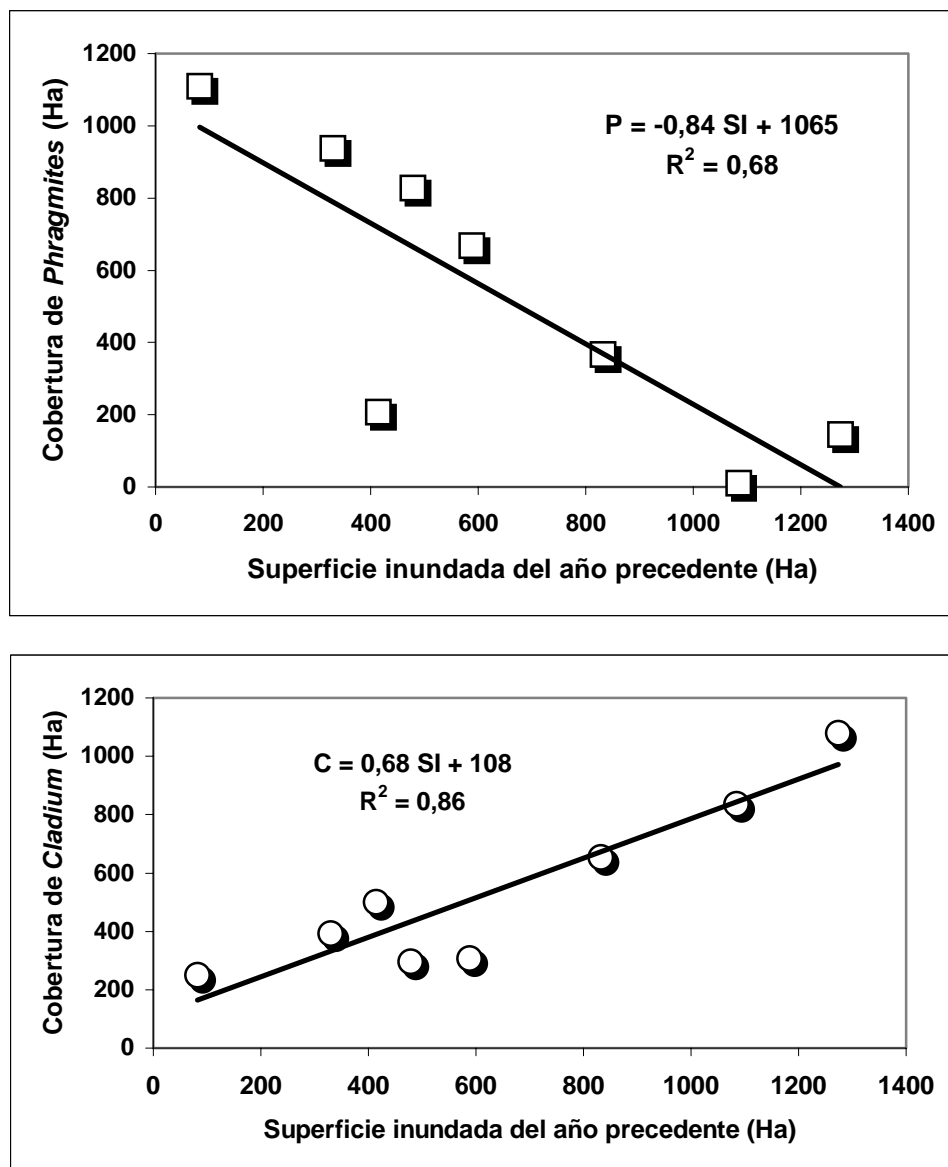


Figura 158. Relación desfasada entre la superficie promedio de inundación en Las Tablas y la cobertura de las dos especies principales de macrófitos emergentes para el periodo 1945-2001.

También encontré relaciones estadísticamente significativas entre el fósforo total promedio en la estación de Molemochó, la cual es un lugar muy representativo del humedal, y las coberturas anuales totales de las especies ($p < 0,05$; Fig. 159), aunque de nuevo con signos opuestos, pues la cobertura del carrizo covaría directamente con la del fósforo total, mientras que la de la masiega lo hace de modo inverso. Las correlaciones desfasadas no mejoraron la varianza explicada por la relación.

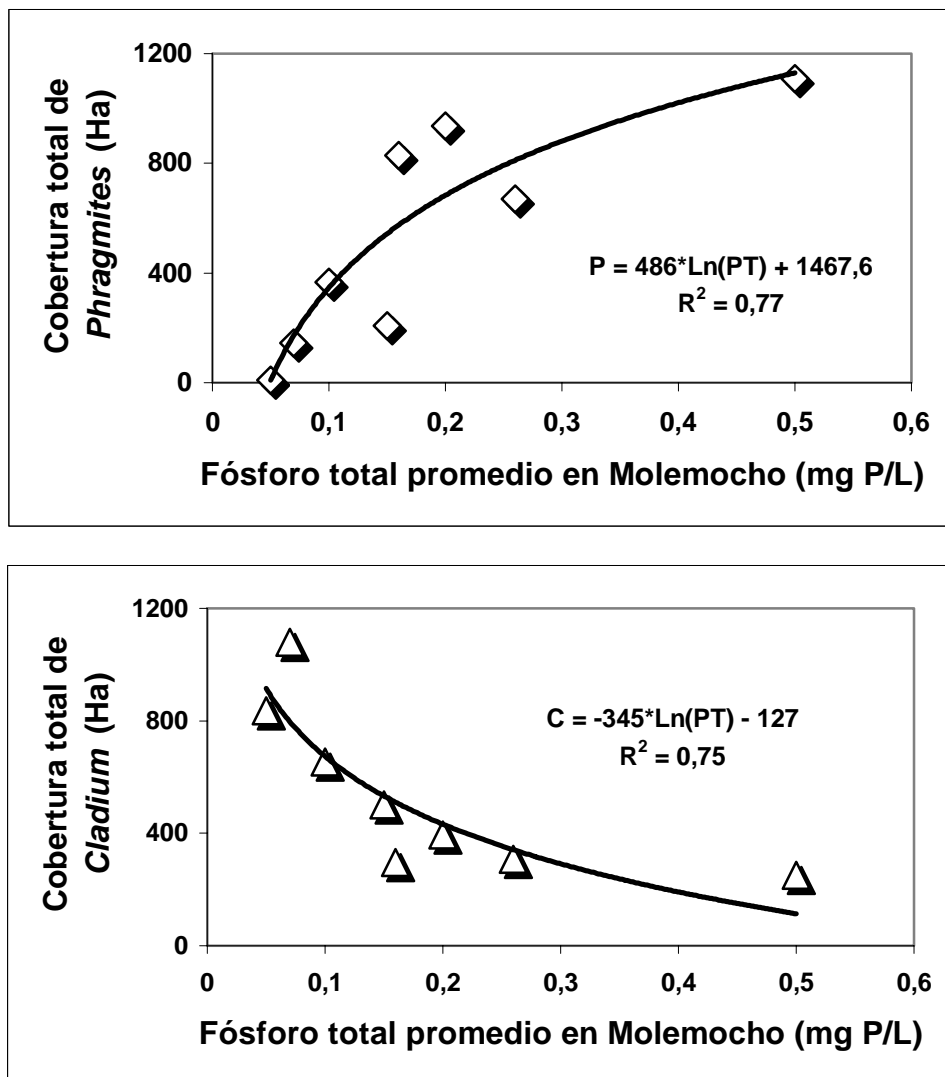


Figura 159. Relación entre el fósforo total como indicador de la calidad del agua y la cobertura total de carrizo y masiega en el periodo 1945-2001.

Gradualmente, va habiendo cada vez más estudios donde se evalúan los cambios a largo plazo en humedales. Así, en los saladares holandeses de Boschplaat en la Isla de Terschelling, Leendertse *et al.* (1997) los atribuyen al aumento de la sedimentación y a la reducción de la inundación, aunque ésta última solo la aprecian hasta 1980. Shay *et al.* (1999), trabajando en Delta Marsh (Manitoba, Canadá), aprecian incrementos patentes de la cobertura de *Typha*, como resultado de un aumento en el hidronivel anual. Kirkman *et al.* (1996), en los humedales costeros de Carolina del Sur, atribuyen los cambios al aumento de las prácticas agrícolas y a la reducción de la inundación. En los Norfolk Broads ingleses, Moss (2001) imputa la degradación a la eutrofia y a la introducción del roedor sudamericano *Myocaster coipa*. Para Nicholls & Lathrop (1994), en los humedales de la cuenca del río Yahara (Wisconsin) y Chow-Fraser *et al.* (1998), en Cootes Paradise Marsh, humedales del lago Ontario, la eutrofización es la responsable principal de los cambios. En los Everglades de Florida, son la contaminación agrícola y el aumento del hidronivel los causantes de las transformaciones del humedal (Davis *et al.*, 1994). Finalmente, en Ouse Washes, Inglaterra, es el aumento de inundación la causa de la evolución del humedal (Burgess *et al.*, 1990). En Las Tablas, las causas están muy claras: por un lado, la disminución de la inundación con sus consecuencias sobre hidroperiodos e hidroniveles; por otro, el aumento de la eutrofización. Estas causas han afectado a la riqueza específica de los hidrófitos (Alvarez Cobelas *et al.*, 2001) y a las coberturas de los helófitos principales, como hemos comprobado en esta Tesis Doctoral.

IV.5. AUTOECOLOGÍA DE LAS ESPECIES

El hábitat.-

Hemos caracterizado el hábitat de las tres especies mediante cinco variables: el hidroperiodo, el hidronivel y los contenidos de carbono, nitrógeno y fósforo en el sedimento. En cuanto al hidroperiodo, hay una necesidad de duración anual creciente desde el carrizo hasta la enea, con la masiega en situación intermedia y la enea soportando mayor variabilidad (Fig. 160).

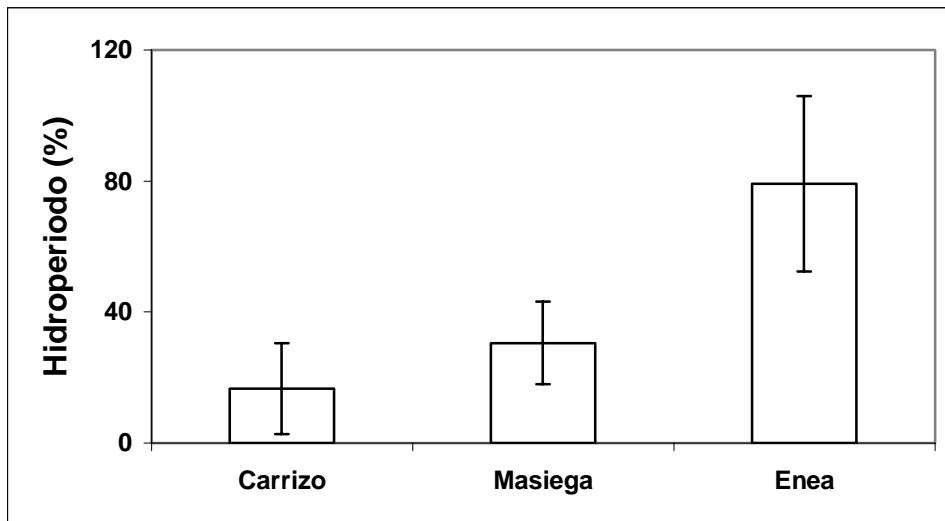


Figura 160. Promedios y desviaciones típicas del hidroperiodo para las zonas donde cada especie se encuentra mejor desarrollada.

Una pauta algo distinta sucede con el hidronivel, pues carrizo y masiega prefieren un hidronivel bajo y el de la enea es mucho más alto, pero también mucho más variable (Fig. 161).

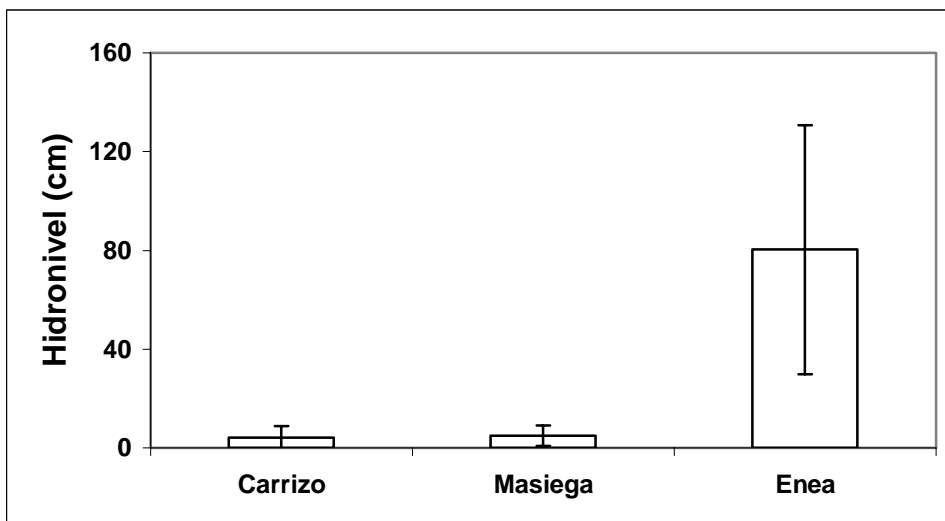


Figura 161. Promedios y desviaciones típicas del hidronivel para las zonas donde cada especie se encuentra mejor desarrollada.

Respecto al carbono sedimentario, las tres especies parecen tener unas necesidades bastante similares (Fig. 162), quizá algo inferiores en el caso de la enea, lo cual pudiera deberse a que la enea ha tendido a colonizar lugares que

antaoño eran tablas de aguas libres, donde la concentración de carbono debió ser menor.

La masiega es la especie que crece mejor cuanto menos nitrógeno sedimentario hay, seguida de carrizo y enea, la cual es de nuevo la más variable (Fig. 163).

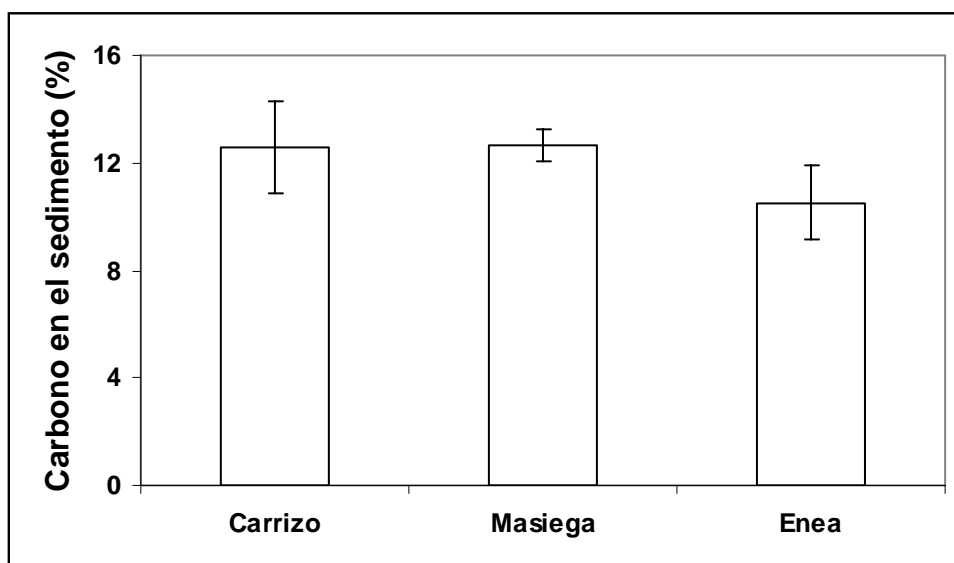


Figura 162. Promedios y desviaciones típicas del carbono en el sedimento para las zonas donde cada especie se encuentra mejor desarrollada.

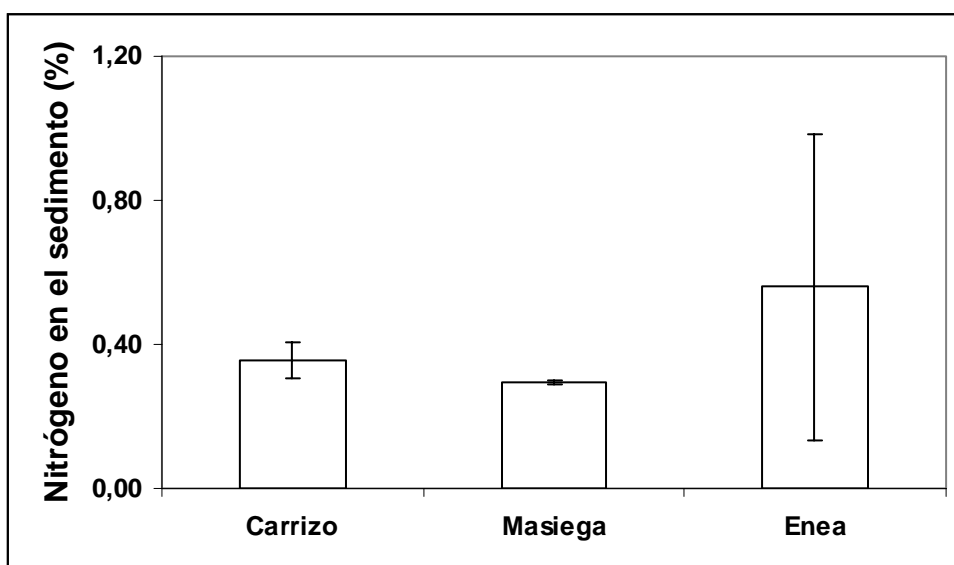


Figura 163. Promedios y desviaciones típicas del nitrógeno en el sedimento para las zonas donde cada especie se encuentra mejor desarrollada.

Finalmente, en cuanto al fósforo, es de nuevo la masiega la especie que menos lo requiere, seguido de enea y carrizo (Fig. 164).

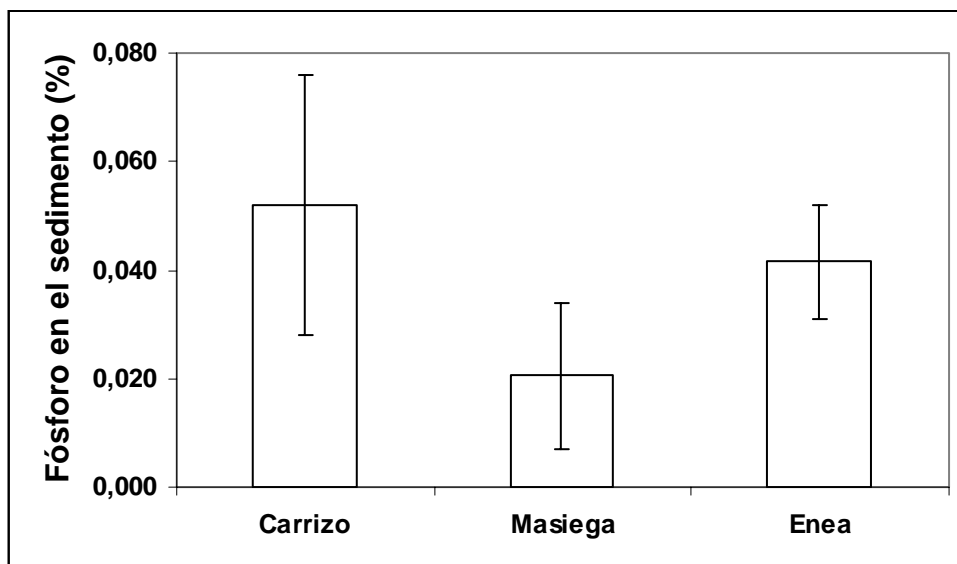


Figura 164. Promedios y desviaciones típicas del fósforo en el sedimento para las zonas donde cada especie se encuentra mejor desarrollada.

Las estrategias de las especies.-

Los diagramas de Westoby para esquematizar las estrategias ambientales de cada especie resultan muy ilustrativos de las diferencias entre ellas. El carrizo, por ejemplo, presenta un eje reproductivo -indicado por la biomasa de rizomas- de carácter intermedio y un eje fotosintético -representado por la superficie específica de la hoja- medio-alto (Fig. 165). La masiega muestra un eje reproductivo, alto y un eje fotosintético, bajo (Fig. 166). La enea, por último, refleja una situación intermedia para ambos ejes (Fig. 167). El tercer eje en cuestión -representado por la altura de la planta, que correspondería a un eje fenotípico- es muy similar para las tres especies, pues todas pueden alcanzar alturas parecidas en condiciones de crecimiento óptimo.

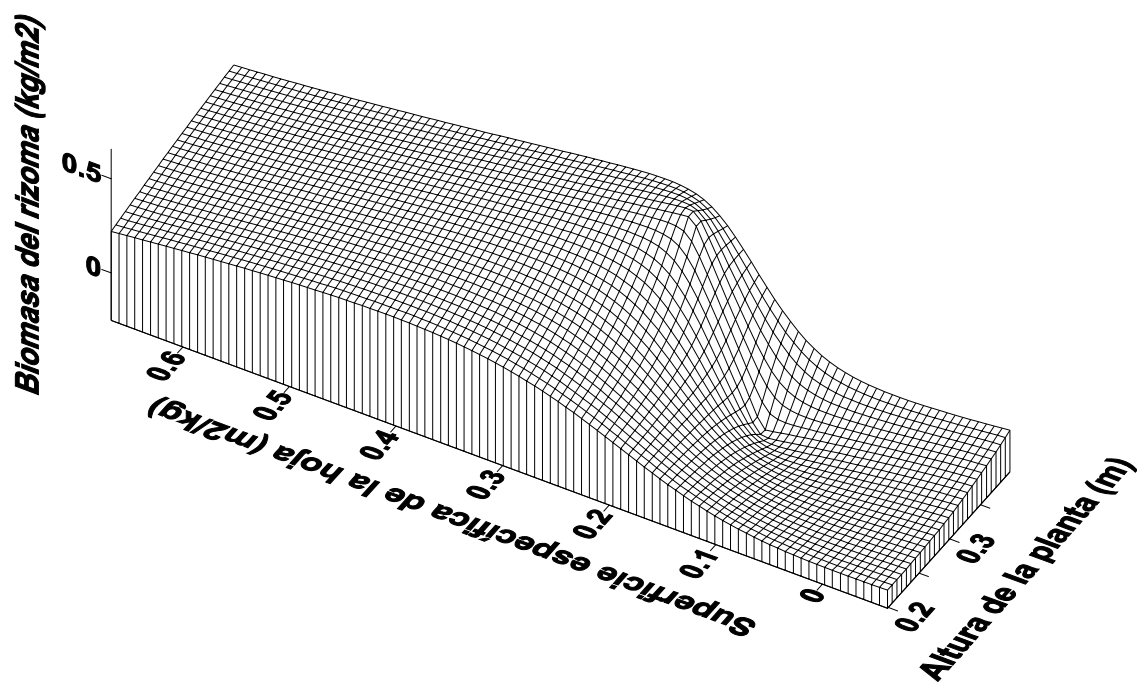


Figura 165. Diagrama de Westoby (1998) para mostrar las estrategias ambientales del carrizo en Las Tablas de Daimiel. Las escalas son logarítmicas.

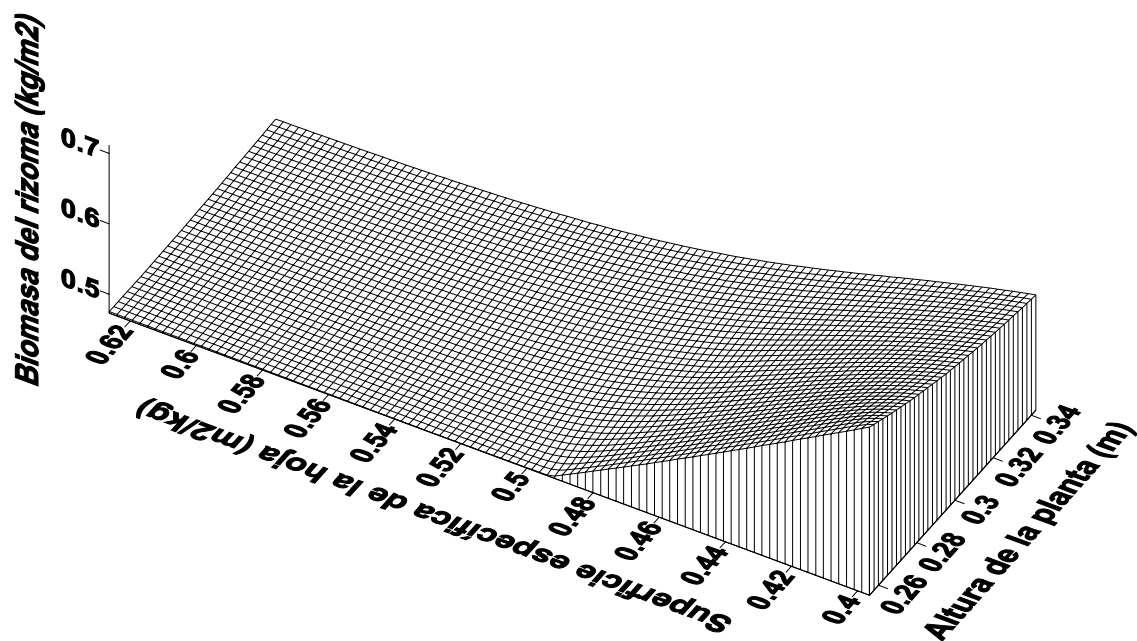


Figura 166*. Diagrama de Westoby (1998) para mostrar las estrategias ambientales de la masiega en Las Tablas de Daimiel. Las escalas son logarítmicas.

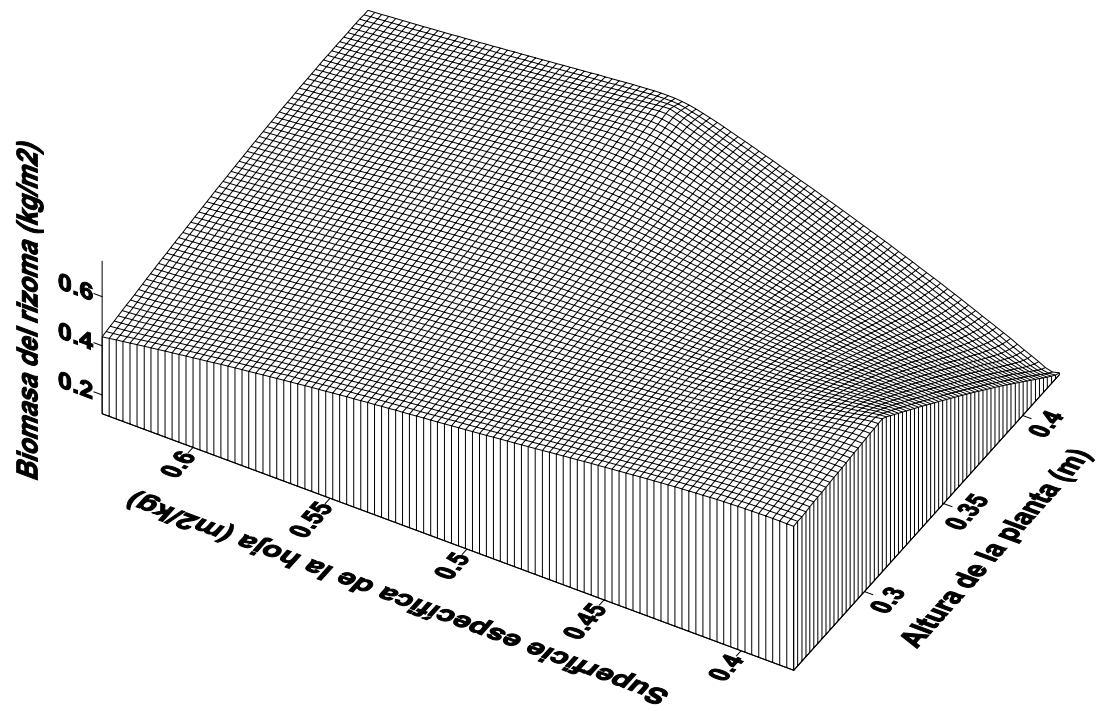


Figura 167. Diagrama de Westoby (1998) para mostrar las estrategias ambientales de la enea en Las Tablas de Daimiel. Las escalas son logarítmicas.

CAPÍTULO V. DISCUSIÓN GLOBAL

La presente Tesis Doctoral es un intento de síntesis de los conocimientos sobre la biología de campo de los tres helófitos fundamentales que configuran el paisaje de un humedal muy representativo, aunque bastante alterado, del centro de la Península Ibérica. Para realizarla, he conjugado estudios de invernadero con estudios de campo, datos a nivel individual con datos en todo el humedal, datos fenológicos con datos de nutrientes en suelo y planta, escalas mensuales con escalas interanuales, etc. La pretensión era averiguar cómo era la biología de los tres helófitos (*Phragmites australis*, *Cladium mariscus*, *Typha domingensis*) en Las Tablas de Daimiel y qué factores ambientales la condicionaban. Desde el punto de vista aplicado, me parece obvio que los resultados pueden servir para mejorar la gestión ambiental de ese Parque Nacional, ya que la importancia de los helófitos es tan abrumadora que cualquier actuación de mejora o restauración ambiental debe pasar necesariamente por ellos. Desde el punto de vista básico, el estudio aporta un gran número de datos cuantitativos sobre distintos aspectos de la biología de las especies, con el valor añadido de que para una de ellas (la masiega europea) hay muy poca información publicada, desde los ya lejanos trabajos de Conway (1936-1942). También desde el punto de vista básico, se trata de un enfoque novedoso, pues abarca distintas escalas espaciales (10^0 - 10^3 metros) y temporales (10^0 - 10^2 años) que afectan a los mismos sujetos de estudio.

Comenzando con la fenología, cabe resaltar que el mayor crecimiento de todas las plantas tiene lugar al comienzo de la estación vegetativa (Apartado IV.2.a). Es entonces cuando hay que intensificar los esfuerzos para su estudio y cuando hay que actuar en el control de las poblaciones, si se desea hacerlo. El carrizo y la enea son plantas cuya parte aérea deja de crecer en agosto y hacia noviembre se seca. La parte aérea de la masiega sigue creciendo indefinidamente durante todo el año, si bien es cierto que durante el invierno ese crecimiento se hace bastante más lento. En cualquier caso, para las tres especies, existe una gran variabilidad fenológica, tanto entre lugares de

muestreo como entre años. Parece verosímil que dicha variabilidad esté asociada a la heterogeneidad espacial del humedal, de la que ya sabíamos que era considerable (Alvarez Cobelas & Cirujano, 1996; Sánchez Carrillo, 2000; Ortega-Mayagoitia, 2001), cosa que hemos constatado de nuevo (Apartado IV.1). Pero es también probable que dicha variabilidad fenológica tenga raíces genéticas, pues se sabe que en los humedales prolifera abundantemente la riqueza clonal (Rolletschek *et al.*, 1999; Ivey & Richards, 2001).

Relacionado en parte con el hecho de que el crecimiento más rápido tiene lugar al comienzo de la estación vegetativa, hemos comprobado también que las plantas pequeñas crecen más deprisa en los tres helófitos; sin embargo, la variabilidad explicada por esa relación es pequeña, aunque estadísticamente significativa (Apartado IV.2.b). En realidad, esto de la relación inversa entre tamaño y tasa de crecimiento es casi un lugar común en biología (Peters, 1983). Lo que tendríamos que preguntarnos es por qué nuestra relación no ofrece más varianza explicada y aquí, de nuevo, tenemos que aludir a la gran heterogeneidad del medio abiótico.

Para las tres especies, el crecimiento en el campo tiene lugar con tasas inferiores a las halladas en invernadero. En el carrizo, esa relación es de 1:3; en la masiega, de 1:2, y la enea presenta una variabilidad de crecimiento tan grande que el cociente resulta muy desmesurado (1:30). Las tasas de enea y carrizo en el campo son comparables a las mencionadas por otros autores para otras localidades del mundo (Dykyjova & Kvet, 1978; Grace, 1988). No ocurre así con la masiega, cuyo pariente americano, *C. jamaicense*, crece bastante mejor que la de Las Tablas, tanto en campo como en invernadero (Lorenzen *et al.*, 2001; Miao & Sklar, 1998). A efectos comparativos, damos aquí los rangos de tasas de crecimiento de los tres helófitos en Las Tablas:

Carrizo: 0,001-0,019 día⁻¹

Masiega: 0,001-0,003 día⁻¹

Enea: 0,003-0,019 día⁻¹

Y, por descontado, la variabilidad espacial y temporal del crecimiento en condiciones naturales es amplísima.

En cuanto a los factores de control del crecimiento individual de las tres especies, aún se hallan en debate (Ksenofontova, 1988; Haslam, 1971; Romero *et al.*, 1999; Steward & Ornes, 1983; Davis, 1991; Chiang *et al.*, 2000; Grace, 1989; Daoust & Childers, 1999; Gophen, 2002). Yo he encontrado relaciones estadísticamente significativas entre las tasas y, según las especies, el cociente nitrógeno:fósforo en los sedimentos y las concentraciones individuales de ambos elementos. Esas relaciones pueden ser directas (masiega y nitrógeno) o inversas (enea y nitrógeno ó fósforo). Vale la pena recalcar aquí, por lo que se mencionará cuando se hable de los resultados en otros niveles de organización, que no he encontrado relación alguna estadísticamente significativa entre crecimiento e hidronivel para ninguna de las tres especies.

También esperables han sido los resultados obtenidos sobre la distribución de los nutrientes en las plantas individuales (Apartado iV.2.d), pues en verano se localizan en las hojas y en invierno en las raíces. Las diferencias en los contenidos de nutrientes en hojas durante el verano son patentes entre las tres especies, como muestra la tabla 13, con la masiega como menor acumuladora de elementos nutritivos, seguida de enea (nitrógeno) o carrizo (fósforo).

Tabla 13. Concentración promedio de nutrientes (% peso seco) en las hojas de los helófitos de Daimiel durante el verano. Los coeficientes de variación rondan el 30%.

	Carrizo	Masiega	Enea
Nitrógeno	2,3	1,0	1,4
Fósforo	0,09	0,05	0,18

Para la época de crecimiento más rápido, que es la primavera como ya he señalado, se tienen unos cocientes nitrógeno:fósforo promedio en hoja que ascienden a 19:1, 113:1 y 7:1 para carrizo, masiega y enea, respectivamente.

De acuerdo con Güsewell *et al.* (2003), estos cocientes indican limitación por fósforo para la planta individual de masiega en Las Tablas, pero no puede aseverarse nada para las otras dos especies.

Metidos en el ámbito de la descomposición (Apartado IV.2.e), lo que más llama la atención no es el intenso "leaching" inicial, común a todas las especies de fanerógamas (Polunin, 1984), sino el que ambas especies examinadas, *Cladium* y *Phragmites*, tengan unas tasas similares de descomposición a largo plazo, a pesar de los muy dispares cocientes carbono:nitrógeno que ostentan sus tejidos (12:1 y 32:1, respectivamente). Esto contradice lo más corrientemente aceptado de que la tasa de descomposición se relaciona con el contenido en nitrógeno (Enríquez *et al.*, 1993). Aunque a corto plazo el carrizo se descompone más rápidamente que la masiega (0,13 vs 0,06 día⁻¹ en la descomposición total y 0,054 vs 0,046 día⁻¹ en la estrictamente química), al cabo de un año aún subsiste alrededor de la mitad de la biomasa de cada especie. Esto sugiere que ambas plantas tienen una descomposición asintótica hasta que la proporción de material refractario en el tejido remanente se hace similar en ambas y luego la descomposición ocurre de modo casi despreciable (Gessner, 2001). Las consecuencias que esto tiene para el funcionamiento del humedal son extraordinarias, pero varían mucho según se trate de una planta de crecimiento aéreo anual y más rápido (carrizo y enea) o de crecimiento supraanual y más lento (masiega), pues ésta acaba aportando bastante menos biomasa sin descomponer al sedimento en razón de su menor productividad anual. Cada año, alrededor de la mitad de la biomasa producida queda por descomponer y se va acumulando en los sedimentos de Las Tablas. Esa fracción sin descomponer supone un aporte notable de materia orgánica y nutrientes al suelo y contribuye de modo aún no cuantificado, pero -a buen seguro- excesivo a la colmatación del humedal, como atestigua el estudio preliminar de Sánchez Carrillo *et al.* (2000).

La plasticidad fenotípica es un hecho que hemos empezado a explorar en esta tesis para los helófitos, pues anteriormente apenas había mención a ella para plantas que no fueran el carrizo (Dykyjova & Kvet, 1978). Nuestros datos, aún muy modestos (Apartado IV.2.f), sugieren que el carrizo es la planta más

plástica, seguida de la masiega y de la enea. Las diferencias en plasticidad se aprecian mejor en el peso de la inflorescencia que en la longitud de la parte aérea. La plasticidad fenotípica enmascara la variabilidad clonal de los helófitos en el humedal, la cual probablemente sea grande en el caso de la enea, planta en intensa expansión en el humedal, pues está llegando a zonas donde antaño nunca se había registrado, lo cual sólo puede hacer por dispersión de semillas, pues esas zonas están lo suficientemente alejadas unas de otras como para que no haya dado tiempo a que hayan llegado los rizomas por elongación subterránea.

En cuanto a la densidad que alcanzan los helófitos en Las Tablas (Apartado IV.3.a), tanto carrizo como masiega pueden llegar a ser más densos aquí que en la mayoría de los humedales (Rodewald-Rudescu, 1974; Dykyjova & Kvet, 1978; Steward & Ornes, 1975). De todos modos, y a falta de estudios más detallados que lo confirmen, los helófitos de nuestro humedal no cumplen la regla del auto-adelgazamiento, lo cual puede indicar que la densidad no ha alcanzado aún la capacidad de carga del ecosistema, dadas la riqueza en nutrientes del sedimento y la probable ausencia de limitación luminosa por las elevadas insolaciones que experimenta. Es probable que las alteraciones en la inundación experimentadas durante las últimas dos décadas sean la causa de no haberse alcanzado toda la capacidad de carga posible, aunque cabe pensar también en los efectos negativos que sobre la densidad tiene la materia orgánica de las especies refractaria a la descomposición (Granéli, 1989), pues ya hemos visto que al cabo de un año aún subsiste alrededor de la mitad de la producción neta anual sin descomponer. Parece recomendable llevar a cabo en el futuro un estudio detallado de la densidad de los tres helófitos y su relación con el área foliar y la fotosíntesis "in situ" (Pearcy, 1999). En cualquier caso, la densidad de las especies es sumamente variable espacial y temporalmente, como está ocurriendo con todos los aspectos medidos.

La biomasa aérea seca por unidad de superficie, medida en verano, también refleja esta variabilidad interanual y espacial (tabla 14). No podemos decir que en biomasa haya una especie que destaque sobre las otras, cosa que sí sucede con la cobertura (véase más adelante). Las biomásas de carrizo y enea

se hallan dentro de los rangos mencionados para otras zonas del globo (Dyjková & Kvet, 1978; Rodewald-Rudescu, 1974; McNaughton, 1966). No ocurre lo mismo con la masiega europea, cuya biomasa aérea supera ampliamente a la presente en los Everglades (Miao & Sklar, 1998; Vymazal, 1995), que es el lugar del mundo donde más se ha estudiado este género.

Tabla 14. Biomosas aéreas promedio (kg peso seco/m²) y desviaciones típicas de los tres helófitos en Las Tablas.

	2000	2001	2002
Carrizo	4,02 ± 1,76	2,74 ± 1,18	3,26 ± 1,50
Masiega	2,16 ± 0,68	4,78 ± 1,67	4,69 ± 2,19
Enea	2,63 ± 1,68	2,14 ± 0,84	4,03 ± 2,41

El posible control de la biomasa, deducido a partir de los análisis de correlación estadística simple (Apartado IV.3.a), ha dado resultados variables según las especies (tabla 15), lo cual sugiere que dicho control cambia de unas especies a otras, como era de esperar. Hay una variable común que afecta a las biomosas de los tres helófitos, pero de manera contrapuesta, y es el hidronivel promedio del año precedente. Aunque predecible porque efectos desfasados de esta índole se han citado en muchas comunidades biológicas (Chapin *et al.*, 2002; Reynolds, 1997), no se había descrito para los helófitos. Los efectos de las variables abióticas no afectan sólo a los promedios, sino también en algún caso -como el de la variabilidad del hidronivel y la biomasa de carrizo o la "saturación" y la inhibición de la biomasa de masiega por el hidronivel promedio- resultan más complejos de lo esperado. Por efecto de "saturación" entendemos una relación directa hasta que se alcanza un nivel en el cual, por mucho que crezca la variable abiótica, no aumenta la biomasa (Fig. 100); es decir, se trata de un comportamiento asintótico. Por efecto de "inhibición", entendemos que a partir de determinado hidroperiodo la biomasa decae (Fig. 102).

Tabla 15. Efectos de las variables abióticas sobre la biomasa de los helófitos en Las Tablas, deducidos de los análisis de correlación lineal estadísticamente significativos ($p < 0,05$). Un signo positivo indica un efecto directo y uno negativo, uno inverso. Cuando no se señale nada que lo modifique, se trata de variables abióticas promedio.

Carrizo	Masiega	Enea
var Hidronivel (+)	Hidronivel "saturado"	
Hidronivel año anterior (-)	Hidronivel año anterior con saturación e inhibición	Hidronivel año anterior (+)
	Fósforo total (-)	Fósforo total (+)

Este estudio no se realizó con el propósito de determinar la producción primaria. Sin embargo y a partir de cálculos aproximados, podemos deducir la producción primaria neta de las tres especies, que varían entre 3,83 - 18,54, 4,32 - 9,52 y 3,83 - 20,13 g peso seco/m²/día para carrizo, masiega y enea, respectivamente. Si transformamos esas cifras en producción neta anual para los tres helófitos conjuntamente, podremos ver que se trata de valores comparables a los nutrientes almacenados en los primeros cinco centímetros de suelo y que, anualmente, dado que la descomposición sólo elimina alrededor del 50% de la producción primaria neta (véase más arriba), esos materiales remanentes se van a incorporar al suelo incrementando sobremanera su contenido de sustancias y su espesor (Fig. 168). Esta pauta de que la mayor parte de la producción primaria neta no vaya hacia los herbívoros, sino que sirva para alimentar la vía detritica, pero en una parte muy importante se incorpore como material refractario al suelo, es característica de los humedales con plantas emergentes (leñosas o no; Duarte & Cebrián, 1996). En Las Tablas se da la circunstancia adicional de que, a diferencia de otros humedales, no hay exportación hacia fuera del ecosistema, la cual suele suponer entre un 18 y un 30% de la producción anual (Duarte & Cebrián, 1996).

A corto plazo, la velocidad de avance de las manchas de carrizo, enea y masiega se relaciona positivamente con el hidronivel (Apartado IV.3.b). En el último caso, esa relación tiene un efecto "umbral", pues sucede a partir de hidroniveles de cinco centímetros, los cuales a veces no son tan frecuentes como pudiera hacer creer esa pequeña altura del agua. A largo plazo y descartando a la enea porque hasta muy recientemente tenía una cobertura despreciable para todo el humedal, las manchas de masiega -excluyendo las superiores a 15 Ha- han sido más pequeñas que las de carrizo y parecen haber tenido más dificultades de crecimiento, el cual se ve afectado por los efectos antrópicos sobre el hidronivel (Apartado IV.3.c). Hemos apreciado también cambios en la fractalidad de las manchas, según se trate de manchas pequeñas o grandes (> 15 Ha), es decir, las relaciones entre superficie y perímetro de las manchas cambian con el tamaño, lo cual indica afecciones de tipo antrópico sobre las manchas más pequeñas (Krummel *et al.*, 1987).

La tasa de crecimiento de las manchas grandes de carrizo se relaciona inversamente con el promedio del fósforo total, mientras que la de las manchas grandes de masiega lo hace directamente con el hidronivel.

En la distribución del carrizo y la masiega en el humedal a largo plazo, hay dos componentes que interactuaron hasta la década de 1970: el ambiente abiótico y las características intrínsecas de las especies. Estos efectos combinados de ambiente abiótico y biología de las especies son comunes en las masas boscosas poco alteradas (Frelich & Reich, 1995), pero no habían sido descritos para humedales. A partir de dicha década, los efectos antrópicos han sido tan intensos que la heterogeneidad espacial a escala del humedal sólo parece ser el resultado de los efectos del ambiente abiótico (Apartado IV.4.c). La conexión entre las manchas, es decir, lo que podríamos denominar "metamancha", medida por su autocorrelación espacial, ha ido evolucionando con el tiempo y, así, la del carrizo se ha incrementado, mientras que la de la masiega ha oscilado bastante desde 1945 hasta la fecha (tabla 12), con una gran fragmentación a mediados de la década pasada, coincidiendo con la sequía y la escasísima inundación del humedal.

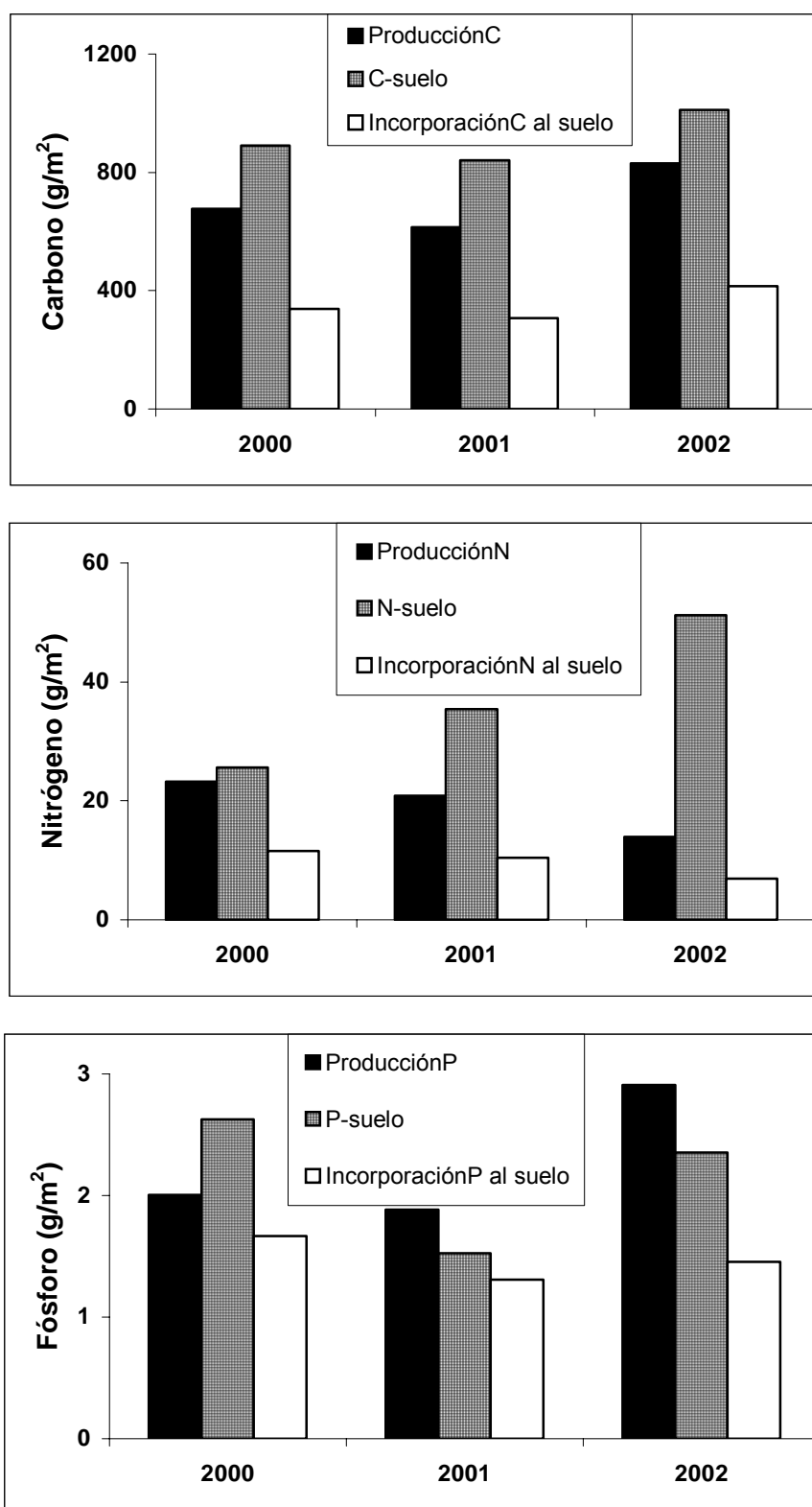


Figura 168. Acumulación neta anual de nutrientes en los helófitos en su conjunto en Las Tablas, nutrientes en los primeros 5 cm de suelo y nutrientes remanentes después de la descomposición anual de la vegetación, que es alrededor de la mitad de la producción primaria neta. Dichos nutrientes remanentes son los que se incorporarán al suelo, aunque son muy refractarios a la descomposición.

En cuanto al paisaje vegetal en su conjunto a lo largo del tiempo, podemos asegurar que el contagio ha disminuido, ha aumentado la fragmentación y ha decrecido la fractalidad global (Fig. IV.4.d). Dicho de otro modo, el paisaje se ha vuelto más fragmentario y sus formas resultan ahora más simples. Las formas de las manchas de carrizo y masiega han evolucionado en sentido inverso, pero no acompasadamente; parece como si tuvieran diferentes velocidades de cambio. La causa de las variaciones en el paisaje global estriba en el impacto antrópico que ha sufrido el humedal desde hace más de dos décadas, con grandísimas oscilaciones en el hidronivel anual y acumulaciones de sustancias contaminantes (Alvarez Cobelas *et al.*, 2001), pues el humedal fue cerrado con una presa a mediados de los años '80 del siglo pasado, la cual no permite la exportación de materiales aguas abajo del ecosistema.

La cobertura global del carrizo ha aumentado y la de la masiega ha disminuido desde 1945 hasta 2001. Esos cambios se han relacionado con dos factores, pero de manera distinta. Los factores son el hidronivel del año precedente y el fósforo total del año en curso. El carrizo responde negativamente al primero y positivamente al segundo, es decir, su cobertura aumenta con la concentración de fósforo en el agua y cuando el hidronivel del año precedente disminuye. Y lo contrario le acontece a la masiega. Aunque no se han explorado aquí, hay además efectos sobre la cobertura que son producto de la interacción entre estos dos factores (Alvarez Cobelas *et al.*, 2001). Estos efectos múltiples individuales y de interacción son comunes en el estrés ambiental de origen antrópico a que se ven sometidas las comunidades biológicas (Breitburg *et al.*, 1999).

Finalmente, el estudio autoecológico (Apartado IV.5), siguiendo los criterios cuantitativos de Westoby (1998), ha separado bastante bien a los tres helófitos, si bien uno de los ejes de definición, el fenotípico, no discriminó nada porque las tres plantas compartían los mismos rangos de tamaño de la parte aérea. La tabla 16 muestra esas diferencias con claridad.

Tabla 16. Autoecología de los tres helófitos en Las Tablas de Daimiel. El eje reproductivo viene indicado por la longitud de los rizomas subterráneos y el fotosintético por la superficie específica de las hojas. No hemos incluido aquí el fenotípico porque las tres plantas muestran los mismos rangos de altura. Aunque en las Figuras 165-167 se dan valores cuantitativos, aquí los referiremos sólo cualitativamente. 1: valor bajo, 2: valor medio, 3: valor alto.

	Eje reproductivo	Eje fotosintético
Carrizo	2	3
Masiega	3	1
Enea	2	2

Esta Tesis Doctoral es un estudio sobre la biología de las especies en un único ecosistema. Sería interesante realizar otros análogos con metodología similar en otros ambientes. Eso permitiría averiguar la variabilidad regional de dicha biología y sus factores de control. Tentativamente, ya podemos avanzar que determinados factores, como el contenido en calcio del agua donde crecen los helófitos, que no son relevantes a la escala local, lo serían a la regional, pero ello queda por comprobar empíricamente. De hecho, tanto Cirujano & Medina (2002) como Wang *et al.* (2002) aseguran que dicho ión es importante en la distribución del carrizo.

La principal novedad de este trabajo estriba en abordar la biología de los helófitos a distintas escalas espaciales y temporales. Como muestra la tabla 17, que es un resumen de buena parte de lo dicho en esta discusión global, esas escalas afectan de modo diferente a los distintos niveles de organización estudiados. Los factores abióticos que verosímilmente controlan a esos niveles difieren y muestran efectos directos e inversos, efectos de desfase, efectos de saturación y efectos-umbral. Son todos estos aspectos los que hacen tan fascinante la biología de los helófitos en Las Tablas de Daimiel.

Tabla 17. Niveles de organización y escalas espacio-temporales de distintos aspectos de la vegetación helofítica en Las Tablas de Daimiel. A: el nutriente de control cambia según la especie, B: incluye efectos de saturación y desfase, C: incluye efectos-umbral dependiendo de la especie, D: el factor de control cambia dependiendo de la especie, E: hay efectos de interacción entre factores abióticos de control.

Factor de control	NIVEL DE ORGANIZACIÓN				ESPACIO	TIEMPO
	Individuo	Mancha	Metamancha	Humedal		
	<u>Aspecto</u>	<u>Aspecto</u>	<u>Aspecto</u>	<u>Aspecto</u>		
Nutrientes ^A	Crecimiento				10 ⁰ m	10 ⁰ años 10 ¹ años (Masiega)
Nutrientes ^A		Biomasa			10 ⁰ -10 ¹ m	10 ⁰ - 10 ² años
Hidronivel ^B		Biomasa				
Hidronivel ^C		Crecimiento			10 ⁰ -10 ¹ m	10 ⁰ - 10 ¹ años
Hidronivel ^D			Crecimiento		10 ¹ -10 ³ m	10 ⁰ - 10 ² años
Nutrientes ^D			Crecimiento			
Hidronivel ^E				Cobertura	10 ³ -10 ⁴ m	10 ⁰ - 10 ² años
Nutrientes ^E				Cobertura		

CAPÍTULO VI. CONCLUSIONES

1ª) El mayor crecimiento de todas las plantas tiene lugar al comienzo de la estación vegetativa. Para las tres especies, existe una gran variabilidad fenológica, tanto entre lugares de muestreo como entre años, la cual parece estar asociada a la heterogeneidad espacial del humedal.

2ª) Para las tres especies, el crecimiento en el campo tiene lugar con tasas inferiores a las halladas en invernadero. En el carrizo, esa relación es de 1:3; en la masiega, de 1:2, y la enea presenta una variabilidad de crecimiento tan grande que el cociente resulta muy desmesurado (1:30). Las tasas de enea y carrizo en el campo son comparables a las mencionadas por otros autores para otras localidades del mundo. No ocurre así con la masiega, cuyo pariente americano, *C. jamaicense*, crece bastante mejor que la de Las Tablas, tanto en campo como en invernadero. Los rangos de las tasas de crecimiento de los tres helófitos en Las Tablas son los siguientes:

Carrizo: 0,001-0,019 día⁻¹

Masiega: 0,001-0,003 día⁻¹

Enea: 0,003-0,019 día⁻¹

La variabilidad espacial y temporal del crecimiento en condiciones naturales es amplísima.

3ª) Hay relaciones estadísticamente significativas entre las tasas de crecimiento y, según las especies, el cociente nitrógeno:fósforo en los sedimentos y las concentraciones individuales de ambos elementos. Esas relaciones pueden ser directas (masiega y nitrógeno) o inversas (enea y nitrógeno ó fósforo). No se ha encontrado relación alguna estadísticamente significativa entre crecimiento e hidronivel para ninguna de las especies estudiadas.

4ª) Como era de esperar, se ha comprobado que en verano los nutrientes se localizan principalmente en las hojas y en invierno en las raíces de los tres helófitos. Las diferencias en los contenidos de nutrientes en hojas durante el verano son patentes entre las tres especies, con la masiega como menor acumuladora de elementos nutritivos, seguida de enea (nitrógeno) o carrizo (fósforo). Para la época de crecimiento más rápido, que es la primavera como ya he señalado, se tienen unos cocientes nitrógeno:fósforo promedio en hoja que ascienden a 19:1, 113:1 y 7:1 para carrizo, masiega y enea, respectivamente. Estos cocientes indican limitación del crecimiento por el fósforo para la planta individual de masiega en Las Tablas, pero no puede aseverarse nada para las otras dos especies.

5ª) *Cladium* y *Phragmites* tienen unas tasas similares de descomposición a largo plazo, a pesar de los muy dispares cocientes carbono:nitrógeno que ostentan sus tejidos (12:1 y 32:1, respectivamente). Esto contradice el hecho corrientemente aceptado de que la tasa de descomposición se relaciona con el contenido tisular de nitrógeno. Aunque a corto plazo el carrizo se descompone más rápidamente que la masiega (0,13 vs 0,06 día⁻¹ en la descomposición total y 0,054 vs 0,046 día⁻¹ en la estrictamente química), al cabo de un año aún subsiste alrededor de la mitad de la biomasa de cada especie. Las consecuencias que esto tiene para el funcionamiento del humedal son extraordinarias, pero varían mucho según se trate de una planta de crecimiento aéreo anual y más rápido (carrizo y enea) o de crecimiento supraanual y más lento (masiega), pues ésta acaba aportando bastante menos biomasa sin descomponer al sedimento en razón de su menor productividad anual. Cada año, alrededor de la mitad de la biomasa producida queda por descomponer y se va acumulando en los sedimentos de Las Tablas. Esa fracción sin descomponer supone un aporte notable de materia orgánica y nutrientes al suelo y contribuye a la colmatación del humedal.

6ª) La plasticidad fenotípica del carrizo es la más elevada, seguida de la masiega y de la enea. Las diferencias en plasticidad se aprecian mejor en el peso de la inflorescencia que en la longitud de la parte aérea.

7ª) Tanto carrizo como masiega pueden llegar a ser más densos en Las Tablas que en la mayoría de los humedales. De todos modos, y a falta de estudios más detallados que lo confirmen, los helófitos de nuestro humedal no cumplen la regla del auto-adelgazamiento, lo cual puede indicar que la densidad no ha alcanzado aún la capacidad de carga del ecosistema, dadas la riqueza en nutrientes del sedimento y la probable ausencia de limitación luminosa por las elevadas insolaciones que experimenta. Es probable que las alteraciones en la inundación experimentadas durante las últimas dos décadas sean la causa de no haberse alcanzado toda la capacidad de carga posible, aunque cabe pensar también en los efectos negativos que sobre la densidad tiene la materia orgánica de las especies refractaria a la descomposición, pues ya hemos visto que al cabo de un año aún subsiste alrededor de la mitad de la producción neta anual sin descomponer. En cualquier caso, la densidad de las especies es sumamente variable espacial y temporalmente.

8ª) La biomasa aérea seca por unidad de superficie, medida en verano, también refleja esa variabilidad interanual y espacial. No se puede asegurar que, en biomasa, haya una especie que destaque sobre las otras. Las biomásas de carrizo y enea se hallan dentro de los rangos mencionados para otras zonas del globo. No ocurre lo mismo con las de la masiega europea, cuya biomasa aérea supera ampliamente a la presente en los Everglades, que es el lugar del mundo donde más se ha estudiado este género.

9ª) El control de la biomasa ha dado resultados variables según las especies, lo cual sugiere que dicho control cambia de unas especies a otras, como era de esperar. Hay una variable común que afecta a las biomásas de los tres helófitos, pero de manera contrapuesta, y es el hidronivel promedio del año precedente. Este efecto desfasado no se había descrito para los helófitos. Los efectos de las variables abióticas no afectan sólo a los promedios, sino también en algún caso -como el de la variabilidad del hidronivel y la biomasa de carrizo o la "saturación" y la inhibición de la biomasa de masiega por el hidronivel promedio- resultan más complejos de lo esperado.

10^a) Aunque este estudio no se realizó con el propósito de determinar la producción primaria, a partir de cálculos aproximados, podemos deducir la producción primaria neta de las tres especies, que varía entre 3,83 - 18,54, 4,32 - 9,52 y 3,83 - 20,13 g peso seco/m²/día para carrizo, masiega y enea, respectivamente. Si transformamos esas cifras en producción neta anual para los tres helófitos conjuntamente, podremos ver que se trata de valores comparables a los nutrientes almacenados en los primeros cinco centímetros de suelo. Esta pauta de que la mayor parte de la producción primaria neta no vaya hacia los herbívoros, sino que sirva para alimentar la vía detrítica, pero en una parte muy importante se incorpore como material refractario al suelo, es característica de los humedales con plantas emergentes. En Las Tablas de Daimiel se da la circunstancia adicional de que, a diferencia de otros humedales, no hay exportación hacia fuera del ecosistema.

11^a) A corto plazo, la velocidad de avance de las manchas de carrizo, enea y masiega se relaciona positivamente con el hidronivel. En el último caso, esa relación tiene un efecto "umbral", pues sucede a partir de hidroniveles de cinco centímetros. A largo plazo, las manchas de masiega -excluyendo las superiores a 15 Ha- han sido más pequeñas que las de carrizo y parecen haber tenido más dificultades de crecimiento, el cual se ve afectado por los efectos antrópicos sobre el hidronivel. Hemos apreciado también cambios en la fractalidad de las manchas, según se trate de manchas pequeñas o grandes (> 15 Ha), es decir, las relaciones entre superficie y perímetro de las manchas cambian con el tamaño, lo cual indica afecciones de tipo antrópico sobre las manchas más pequeñas.

12^a) La tasa de crecimiento de las manchas grandes de carrizo se relaciona inversamente con el promedio del fósforo total, mientras que la de las manchas grandes de masiega lo hace directamente con el hidronivel.

13^a) En la distribución del carrizo y la masiega en el humedal a largo plazo, hay dos componentes que interactuaron hasta la década de 1970: el ambiente abiótico y las características intrínsecas de las especies. Estos efectos combinados de ambiente abiótico y biología de las especies son comunes en

las masas boscosas poco alteradas, pero no habían sido descritos para humedales. A partir de dicha década, los efectos antrópicos han sido tan intensos que la heterogeneidad espacial a escala del humedal sólo parece ser el resultado de los efectos del ambiente abiótico. La conexión entre las manchas, es decir, lo que podríamos denominar "metamancha", medida por su autocorrelación espacial, ha ido evolucionando con el tiempo y, así, la del carrizo se ha incrementado, mientras que la de la masiega ha oscilado bastante desde 1945 hasta la fecha, con una gran fragmentación a mediados de la década pasada, coincidiendo con la sequía y la escasísima inundación del humedal.

14ª) En cuanto al paisaje vegetal en su conjunto a lo largo del tiempo, el contagio ha disminuido, ha aumentado la fragmentación y ha decrecido su fractalidad global. Es decir, el paisaje se ha vuelto más fragmentario y sus formas resultan ahora más simples. Las formas de las manchas de carrizo y masiega han evolucionado en sentido inverso, pero no acompasadamente; parece como si tuvieran diferentes velocidades de cambio. La causa de las variaciones en el paisaje global estriba en el impacto antrópico que ha sufrido el humedal desde hace más de dos décadas, con grandísimas oscilaciones en el hidronivel anual y acumulaciones de sustancias contaminantes.

15ª) La cobertura global del carrizo ha aumentado y la de la masiega ha disminuido desde 1945 hasta 2001. Esos cambios se han relacionado con dos factores, pero de manera distinta. El carrizo responde negativamente al hidronivel del año precedente y positivamente al fósforo total del agua, que es un indicador de su calidad. Y lo contrario le acontece a la masiega. Es decir, se han constatado efectos a largo plazo de la cantidad y la calidad sobre las coberturas de los helófitos. También hay un efecto de la interacción de cantidad y calidad sobre las coberturas de los helófitos.

16ª) El estudio autoecológico ha separado bastante bien a los tres helófitos. El carrizo muestra unos valores medios del eje reproductivo y altos para el eje fotosintético. La masiega presenta unos valores altos para el eje reproductivo y

bajos para el fotosintético. Los de la enea son valores intermedios para ambos ejes.

17ª) Las escalas espacio-temporales afectan de modo diferente a los distintos niveles de organización estudiados. Los factores ambientales que verosímilmente controlan esos niveles cambian según el nivel elegido y muestran efectos directos e inversos, efectos de desfase, efectos de saturación y efectos-umbral.

CAPÍTULO VII. BIBLIOGRAFÍA

Aerts, R. & De Caluwe, H. 1994. Nitrogen use efficiency of *Carex* species in relation to nitrogen supply. *Ecology* 2362-2372.

Allen, T.F.H. 1977. Scale in microscopical algal ecology: a neglected dimension. *Phycologia* 16: 253-257.

Allen, T.F.H. & Hoekstra, T.W. 1992. *Toward a unified Ecology*. Columbia University Press. New York.

Álvarez, S., Rico, E., Guerrero, M.C. & Montes, C. 2001. Decomposition of *Juncus maritimus* in two shallow lakes of Doñana National Park. *Int. Rev. Hydrobiol.* 86: 541-554.

Álvarez Cobelas, M. 1996. Geografía y morfometría. In: M. Alvarez Cobelas & S. Cirujano (Eds), *Las Tablas de Daimiel: Ecología acuática y sociedad*. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, pp. 23-29.

Álvarez Cobelas, M. & Cirujano, S. (Eds) 1996. *Las Tablas de Daimiel: Ecología acuática y sociedad*. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.

Álvarez Cobelas, M. & Verdugo, M. 1996. Climatología. In: M. Alvarez Cobelas & S. Cirujano (Eds), *Las Tablas de Daimiel: Ecología acuática y sociedad*. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, pp. 47-55.

Alvarez Cobelas, M., Cirujano, S. & Sánchez Carrillo, S. 2001. Hydrological and botanical man-made changes in the Spanish wetland of Las Tablas de Daimiel. *Biol. Conserv.* 97: 89-98.

Alvarez Cobelas, M., Catalan, J. & García de Jalón, D. 2004. Inland aquatic ecosystems. In: J.M. Moreno (Ed), *Climatic Change in Spain*. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid (en prensa).

Amsberry, L., Baker, M.A., Ewanchuk, P.J. & Bertness, M.D. 2002. Clonal integration and the expansion of *Phragmites australis*. *Ecol. Appl.* 10: 1110-1118.

Andersen, O.F.O. 1978. Effects of nutrient level on the decomposition of *Phragmites communis* Trin. *Arch. Hydrobiol.* 84: 42-54.

Anderson, M.G. & Idso, S.B. 1987. Surface geometry and stomatal conductance effects on evaporation from aquatic macrophytes. *Water Resour. Res.* 23: 1037-1042.

Antonielli, M., Pasqualini, S., Batini, P., Edeli, L., Massacci, A. & Loreto, F. 2002. Physiological and anatomical characterization of *Phragmites australis* leaves. *Aquat. Bot.* 72: 55-66.

APHA 1992. *Métodos normalizados para el análisis de aguas potables y residuales*. 17ª edición. Editorial Díaz de Santos. Madrid.

Armstrong, J., Armstrong, W., Wu, Z. & Afreen-Zobayed, F. 1996. A role for phytotoxins in the *Phragmites* die-back syndrome? *Folia Geobot. Phytotax.* 31: 127-142.

Asaeda, T. & Karunaratne, S. 2000. Dynamic modeling of the growth of *Phragmites australis*: model description. *Aquat. Bot.* 67: 301-318.

Asaeda, T., Nam, L.H., Hietz, P., Tanaka, N. & Karunaratne, S. 2002. Seasonal fluctuations in live and dead biomass of *Phragmites australis* as described by a growth and decomposition model: implications of duration of aerobic conditions for litter mineralization and sedimentation. *Aquat. Bot.* 73: 223-239.

Bachmann, R.W. & Ccanfield, D.E. 1992. Use of an alternative method for monitoring total nitrogen concentrations in Florida lakes. *Hydrobiologia* 323: 1-8.

Bart, D. & Hartman, J.M. 2000. Environmental determinants of *Phragmites australis* expansion in a New Jersey salt marsh: an experimental approach. *Oikos* 89: 59-69.

Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. 1987. *Ecología*. Ediciones Omega. Barcelona.

Berrie, A.D. 1976. Detritus, micro-organisms and animals in fresh water. In: J. M. Anderson & A. Macfadyen (Eds), *The Role of terrestrial and aquatic Organisms in Decomposition Processes*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 323-338.

Björk, S. 1967. Ecologic investigations of *Phragmites communis*. *Folia Limnol. Scand.* 14: 1-241.

Bodensteiner, L.R. & Gabriel, A.O. 2003. Response of mid-water common reed stands to water level variations and winter conditions in lake Poygan, Wisconsin, USA. *Aquat. Bot.* 76: 49-64.

Boorman, L.A. & Fuller, R.M. 1981. The changing status of reedswamp in the Norfolk Broads. *J. Appl. Ecol.* 18: 241-269.

Borcard, D., Legendre, P. & Drapeau, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73: 1045-1055.

Borhidi, A. 1970. Ökologie, Wettbewerb und Zönologie des Schilfrohrs (*Phragmites communis* L.) und die Systematik der Brackröhrichte. *Acta Bot. Acad. Scient. Hungaricae* 16: 1-12.

Bradbury, I.K. & Grace, J. 1983. Primary production in wetlands. In: A.J.P. Gore (Ed), *Ecosystems of the World 4A, Mires: Swamp, Bog, Fen and Moor*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, 285-310.

Breitburg, D.L., Baxter, J.W., Hatfield, C., Howarth, R.W., Jones, C.G., Lovett, G.M. & Wigand, C. 1998. Understanding effects of multiple stressors: ideas and challenges. In: M.L. Pace & M. Groffman (Eds), *Successes, Limitations and Frontiers in Ecosystem Science*. Springer Verlag, New York, pp. 416-431.

Brewer, J.S. 1996. Site difference in the clone structure of an emergent sedge, *Cladium jamaicense*. *Aquat. Bot.* 55: 79-91.

Brinson, M.M., Lugo, A.E. & Brown, S. 1981. Primary productivity, decomposition and consumer activity in freshwater wetlands. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12: 123-161.

Brix, H., Sorrell, B.K. & Lorenzen, B. 2001. Are *Phragmites*-dominated wetlands a net source or net sink of greenhouse gases? *Aquat. Bot.* 69: 313-324.

Burgess, N.D., Evans, C.E. & Thomas, G.J. 1990. Vegetation change on the Ouse Washes wetland, England, 1972-1988 and effects on their conservation importance. *Biol. Conserv.* 53: 173-189.

Camarero, J.J & Gutiérrez, E. 1999. Estructura espacial de un ecotono bosque subalpino-pastos alpinos en el Tessó del Son (Pirineos centrales) formado por bandas altitudinales de árboles. *Ecología* 13: 189-224.

Casado, C., García Avilés, J., Mollá, S. & Maltchik, L. 1996. Macroinvertebrados bentónicos. In: M. Alvarez Cobelas & S. Cirujano (Eds), *Las Tablas de Daimiel: Ecología acuática y sociedad* Organismo Autónomo Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, pp. 159-170

Casgrain, P. & Legendre, P. 2001. *The R-Package for multivariate and spatial analysis, version 4.0 d3 – User's manual*. Departament de sciences biologiques, Université de Montreal.

Chambers, R.M., Meyerson, L.A. & Saltonstall, K. 1999. Expansion of *Phragmites australis* into tidal wetlands of North America. *Aquat. Bot.* 64: 261-273.

Chiang, C., Craft, C.B., Rogers, D.W. & Richardson, C.J. 2000. Effects of 4 years of nitrogen and phosphorus additions on Everglades plant communities. *Aquat. Bot.* 68: 61-78.

Chow-Fraser, P., Loughheed, V., Le Thiec, V., Crosbie, B., Simser, L. & Lord, J. 1998. Long-term response of the biotic community to fluctuating water levels and changes in water quality in Cootes Paradise Marsh, a degraded coastal wetland of Lake Ontario. *Wetlands Ecol. Managm.* 6: 19-42.

Cirujano, S. & López Alberca, M.D. 1984. Ecología de *Najas marina* L. en La Mancha. *Anales Jard. Bot. Madrid* 40: 415-419.

Cirujano, S., Casado, C., Bernués, M. & Camargo, J.A. 1996. Ecological study of Las Tablas de Daimiel National Park (Ciudad Real, Central Spain): Differences in water physico-chemistry and vegetation between 1974 y 1989. *Biol. Conserv.* 75: 211-215.

Cirujano, S. & Santiago, M.N.F. 2000. Caracterización botánica de la laguna de Valdemudo (Becerril de Campos, Palencia. *Anales Jard. Bot. Madrid* 57: 441-444.

Cirujano, S., Medina, L. & Lobo, I. 2000. Caracterización botánica de la balsa de Betoño (Vitoria). *Anales Jard. Bot. Madrid* 58: 200-203.

Cirujano, S. & Medina, L. 2002. *Plantas acuáticas de las lagunas y humedales de Castilla-La Mancha*. Real Jardín Botánico de Madrid (CSIC) y Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha. Madrid.

Cizková, H., Strand, J.A. & Lukavská, J. 1996. Factors associated with reed decline in a eutrophic fishpond, Rozmberk (South Bohemia, Czech Republic). *Folia Geobot. Phytotax.* 31: 73-84.

Cizková, H., Lukavská, J., Pribán, K., Kopecky, J. & Brabcová, H. 1996. Carbohydrate levels in rhizomes of *Phragmites australis* at an oligotrophic and a eutrophic site: a preliminary study. *Folia Geobot. Phytotax.* 31: 111-118.

Cizková, H. & Bauer, V. 1998. Rhizome respiration of *Phragmites australis*: effect of rhizome age, temperature, and nutrient status of the habitat. *Aquat. Bot.* 61: 239-253.

Cizková, H., Pechar, L., Husák, S., Kvet, J., Bauer, V., Radová, J. & Edwards, K. 2001. Chemical characteristics of soils and pore waters of three wetland sites dominated by *Phragmites australis*: relation to vegetation composition and reed performance. *Aquat. Bot.* 69: 235-249.

Clevering, O.A. 1998. An investigation into the effects of nitrogen on growth and morphology of stable and die-back populations of *Phragmites australis*. *Aquat. Bot.* 60: 11-25.

Clevering, O.A. & Lissner, J. 1999. Taxonomy, chromosome numbers, clonal diversity and population dynamics of *Phragmites australis*. *Aquat. Bot.* 64: 185-208.

Clevering, O.A., Brix, H. & Lukavská, J. 2001. Geographic variation in growth responses in *Phragmites australis*. *Aquat. Bot.* 69: 89-108.

Computer Sciences Corporation, 1988. *Geo-EAS V. 1.1*. US-EPA Contract 68-01-7325. Las Vegas (NV).

Conway, V.M. 1936. Studies in the autoecology of *Cladium mariscus* R.Br. I. Structure and development. *New Phytol.* 35: 177-205.

Conway, V.M. 1937. Studies in the autoecology of *Cladium mariscus* R.Br. II. The aeration of the subterranean parts of the plant. *New Phytol.* 36: 359-380.

Conway, V.M. 1938a. Studies in the autoecology of *Cladium mariscus* R.Br. III. Growth rates of the leaves. *New Phytol.* 37: 254-278.

Conway, V.M. 1938b. Studies in the autoecology of *Cladium mariscus* R.Br. V. The distribution of the species. *New Phytol.* 37: 312-328.

Conway, V.M. 1942. Biological flora of the British Isles: *Cladium* P.Br. *J. Ecol.* 30: 211-216.

Cowie, N.R., Sutherland, W.J., Dithlago, M.K.M. & James, R. 1992. The effects of conservation management of reed beds. II. The flora and litter disappearance. *J. Appl. Ecol.* 29: 277-284.

Cressie, N.A.C. 1993. *Statistics for Spatial Data*. J. Wiley and Sons, New York.

Cronk, J.K. & Fennessy, M.S. 2001. *Wetland Plants. Biology and Ecology*. Lewis Publishers. Boca Ratón.

Dale, M.R.T. 1999. *Spatial Pattern Analysis in Plant Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.

Daoust, R.J. & Childers, D.L. 1999. Controls on emergent macrophyte composition, abundance, and productivity in freshwater Everglades wetland communities. *Wetlands* 19: 262-275.

Davis, C.B. & van der Valk, A.G. 1978. Litter decomposition in prairie glacial marshes. In: R.E. Good, D.F. Whigham & R.L. Simpson (Eds). *Freshwater*

wetlands: *Ecological processes and management potential*. Academic Press, New York, pp. 99-113.

Davis, S.M. 1991. Growth, decomposition and nutrient retention of *Cladium jamaicense* Crantz and *Typha domingensis* Pers. in the Florida Everglades. *Aquat. Bot.* 40: 203-224.

Davis, S.M. 1994. Phosphorus inputs and vegetation sensitivity in the Everglades. In: S.M. Davis & J.G. Ogden (Eds), *Everglades, the Ecosystem and its Restoration*. St. Lucie Press, Delray Beach, Florida, pp. 357-378.

Davis, S.M., Gunderson, L.H., Park, W.A., Richardson, J.R. & Mattson, J.E. 1994. Landscape dimension, composition, and function in a changing Everglades ecosystem. In: S.M. Davis & J.C. Ogden (Eds), *Everglades, the Ecosystem and its Restoration*, St. Lucie Press, Delray Beach (Florida), pp. 419-444.

DeAngelis, D.L., Gross, L.J., Huston, M.A., Wolff, W.F., Fleming, D.M., Comiskey, E.J. & Sylvester, S.M. 1998. Landscape modeling for Everglades ecosystem restoration. *Ecosystems* 1: 64-75.

Denward, C.M.T., Anesio, A.M., Granéli, W. & Tranvik, L.J. 2001. Solar radiation effects on decomposition of macrophyte litter in lake littoral. *Arch. Hydrobiol.* 152: 69-80.

De Swart, E.O.A.M., van der Valk, A.G., Koehler, K.J. & Barendregt, A. 1994. Experimental evaluation of realized niche models for predicting responses of plant species to a change in environmental conditions. *J. Veget. Sci.* 5: 541-552.

Devillez, F. & Iserentant, R. 1981. Influence du climat et des conditions mésologiques sur la croissance et le développement de *Cladium mariscus* (L.) Pohl. *Colloq. Phytosociol., Veget. Aquat.* 10: 85-114.

Díez, J., Elósegui, A., Chauvet, E. & Pozo, J. 2002. Breakdown of wood in the Agüera stream. *Freshwat. Biol.* 47: 2205-2216.

Dorado, M., Valdeolmillos, A., Ruiz, B., Gil, M.J. & de Bustamante, I. 2002. Climatic changes since the Late-glacial/Holocene transition in La Mancha Plain (South-central Iberian Peninsula, Spain) and their incidence on Las Tablas de Daimiel marshlands. *Quaternary International* 93/94: 73-84.

Doren, R.F., Armentano, T.V., Whiteaker, L.D. & Jones, R.D. 1997. Marsh vegetation patterns and soil phosphorus gradients in the Everglades ecosystem. *Aquat. Bot.* 56: 145-163.

Duarte, C.M. & Kalff, J. 1990. Patterns in the submerged macrophyte biomass of lakes and the importance of the scale of analysis in the interpretation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47: 357-363.

Duarte, C.M. & Cebrián, J. 1996. The fate of marine autotrophic production. *Limnol. Oceanogr.* 41: 1758-1766.

Dykyjová, D. 1971a. Productivity and solar energy conversion of reedswamp stands in comparison with outdoor mass cultures of algae in the temperate climate of Central Europe. *Photosynthetica* 5: 329-340.

Dykyjová, D. 1971b. Production, vertical structure and light profiles in littoral stands of reed-bed species. *Hidrobiologia (Bucaresti)* 12: 361-376.

Dykyjová, D. & Kvet, J. (Eds) 1978. *Pond Littoral Ecosystems. Structure and Function*. Springer-Verlag. Berlin.

Ennabili, A., Ater, M. & Radoux, M. 1998. Biomass production and NPK retention in macrophytes from wetlands of the Tingitan Peninsula. *Aquat. Bot.* 62: 45-56.

Enríquez, S., Duarte, C.M. & Sand-Jensen, K. 1993. Patterns in decomposition rates among photosynthetic organisms: the importance of detritus C:N:P content. *Oecologia* 94: 457-471.

ESRI, 1996. *Arcview-Gis* 3.2. Environmental Systems Research Institute, Redlands, CA.

Farmer, A.M. & Adams, M.S. 1989. A consideration of the problems of scale in the study of the ecology of aquatic macrophytes. *Aquat. Bot.* 33: 177-189.

Fernández-Aláez, M., Luis Calabuig, E. & Fernández-Aláez, C. 1984. Distribución y análisis de la vegetación macrofítica en las lagunas de Chozas de Arriba. León. *Limnética* 1: 101-110.

Fernández-Aláez, M., Luis Calabuig, E. & Fernández-Aláez, C. 1987. Análisis de la vegetación macrófita en lagos de montaña de la provincia de León. *Lazaroa* 7: 221-233.

Fiala, K. 1973. Growth and production of underground organs of *Typha angustifolia* L., *Typha latifolia* L. and *Phragmites communis* Trin. *Pols. Arch. Hydrobiol.* 20: 59-66.

Fiala, K. 1978. Underground organs of *Typha angustifolia* and *Typha latifolia*: their growth, propagation and production. *Acta Sci. Nat. Acad. Sci. Bohemosl. Brno* 12: 1-43.

Forman, R.T.T. 1995. *Land Mosaics. The Ecology of Landscapes and Regions*. Cambridge University Press. Cambridge.

Fortin, M.J., Drapeau, P. & Legendre, P. 1989. Spatial autocorrelation and sampling use design in plant ecology. *Vegetatio* 83: 209-222.

Foster, D.R., Motzkin, G. & Slater, B. 1998. Land-use history as long-term broad-scale disturbance: regional forest dynamics in Central New England. *Ecosystems* 1: 96-119.

Frelich, L.E. & Reich, P.B. 1995. Spatial patterns and succession in a Minnesota Southern-Boreal forest. *Ecol. Monogr.* 65: 325-346.

Fürtig, K., Rüegsegger, A., Brunold, C. & Brändle, R. 1996. Sulphide utilization and injuries in hypoxic roots and rhizomes of common reed (*Phragmites australis*). *Folia Geobot. Phytotax.* 31: 143-151.

Geary, R.C. 1954. The contiguity ratio and statistical mapping. *Incorporated Statistician* 5: 115-145.

Gessner, M.O. 2000. Breakdown and nutrient dynamics of submerged *Phragmites* shoots in the littoral zone of a temperate hardwater lake. *Aquat. Bot.* 66: 9-20.

Gessner, M.O. 2001. Mass loss, fungal colonization and nutrient dynamics of *Phragmites australis* leaves during senescence and early aerial decay. *Aquat. Bot.* 69: 325-339.

Godwin, B.J. & Fahrig, L. 2002. How does landscape structure influence landscape connectivity? *Oikos* 99: 552-570.

Goessens, M. & Devillez, F. 1973. Écologie de la germination chez *Cladium mariscus* (L.) Pohl: les besoins prégerminatifs et les exigences de l'incubation. *Bull. Acad. Roy. Belg.* 59: 257-280.

Golden Software Inc. 1999. *Surfer 7.0*. Golden, Colorado.

González Bernáldez, F. 1992. *Los paisajes del agua. Terminología popular de humedales*. J.M. Reyero editor. Madrid.

Gophen, M. 2000. Nutrient and plant dynamics in Lake Agmon wetlands (Hula Valley, Israel): a review with emphasis on *Typha domingensis* (1994-1999). *Hydrobiologia* 441: 25-36.

Gorham, E. & Pearsall, W.H. 1956. Production ecology III. Shoot production in *Phragmites* in relation to habitat. *Oikos* 7: 206-214.

Grace, J.B. 1985. Juvenile vs. adult competitive abilities in plants: size-dependence in cattails (*Typha*). *Ecology* 66: 1630-1638.

Grace, J.B. 1988. The effects of nutrient additions on mixtures of *Typha latifolia* L. and *Typha domingensis* Pers. along a water-depth gradient. *Aquat. Bot.* 31: 83-92.

Grace, J.B. 1989. Effects of water depth on *Typha latifolia* and *Typha domingensis*. *Amer. J. Bot.* 76: 762-768.

Granéli, W. 1989. Influence of standing litter on shoot production in reed, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel. *Aquat. Bot.* 35: 99-109.

Grove, A.T. & Rackham, O. 2000. *The Nature of Mediterranean Europe. An ecological History*. Yale University Press. New Haven.

Güsewell, S., Koerselman, W. & Verhoeven, J.T.A. 1998. The N:P ratio and the nutrient limitation of wetland plants. *Bull. Geobot. Inst. ETH* 64: 77-90.

Güsewell, S., Koerselman, W. & Verhoeven, J.T.A. 2003. Biomass N:P ratios as indicators of nutrient limitation for plant populations in wetlands. *Ecol. Appl.* 13: 372-384.

Gustafson, E.J. 1998. Quantifying landscape spatial pattern: what is the state of the art? *Ecosystems* 1: 143-156.

Hanski, I. 1999. *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press. Oxford.

Hara, T., van der Toorn, J. & Mook, J.H. 1993. Growth dynamics and size structure of shoots of *Phragmites australis*, a clonal plant. *J. Ecol.* 81: 47-60.

Haslam, S.M. 1969a. Stem types of *Phragmites communis* Trin. *Ann. Bot.* 33: 127-131.

Haslam, S.M. 1969b. The development and emergence of buds in *Phragmites communis* Trin. *Ann. Bot.* 33: 289-301.

Haslam, S.M. 1969c. The development of shoots in *Phragmites communis* Trin. *Ann. Bot.* 33: 695-309.

Haslam, S.M. 1970a. Variation of population type in *Phragmites communis* Trin. *Ann. Bot.* 34: 147-158.

Haslam, S.M. 1970b. The development of the annual population in *Phragmites communis* Trin. *Ann. Bot.* 34: 572-591.

Haslam, S.M. 1970c. The performance of *Phragmites communis* Trin. in relation to water-supply. *Ann. Bot.* 34: 867-877.

Haslam, S.M. 1971a. Community regulation in *Phragmites communis* Trin. I: monodominant stands. *J. Ecol.* 59: 65-73.

Haslam, S.M. 1971b. Community regulation in *Phragmites communis* Trin. II: mixed stands. *J. Ecol.* 59: 75-88.

Haslam, S.M. 1971c. The development and establishment of young plants of *Phragmites communis*. *Ann. Bot.* 35: 1059-1072.

Haslam, S.M. 1972. Biological flora of the British Isles: *Phragmites communis* Trin. *J. Ecol.* 60: 585-610.

Heal, O.W., Anderson, J.M. & Swift, M.J. 1999. Plant litter quality and decomposition: a historical overview. In: G. Cadisch & K.E. Giller (Eds). *Driven by nature: Plant litter quality and decomposition*. CABI Publishing, Wallingford, pp. 3-30.

Hejny, S. 1971. The dynamic characteristic of littoral vegetation with respect to changes of water level. *Hidrobiologia (Bucaresti)* 12: 71-85.

Hessburg, P.F., Smith, B.G. & Salter, R.B. 1999. Detecting change in forest spatial patterns from reference conditions. *Ecol. Appl.* 9: 1232-1252.

Ho, Y.B. 1980. Development of foliage structure in *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel stands in Scottish lochs. *Hydrobiologia* 70: 159-164.

Hopkinson, C.S., Gosselink, J.G. & Parrondo, R.T. 1980. Production of coastal Louisiana marsh plants calculated from phenometric techniques. *Ecology* 61: 1091-1098.

de la Horra, J.L. 1996. El medio edáfico. In: M. Alvarez Cobelas & S. Cirujano (eds.), *Las Tablas de Daimiel: Ecología acuática y Sociedad*. MIMAM, Madrid, pp. 35-45.

Hürlimann, H. 1951. Zur Lebensgeschichte des Schilfs and den Ufern der Schweizer Seen. *Bei. geobot. Landesaufn. Schweiz* 30: 1-232.

Hutchings, M.J. 1997. The structure of plant populations. Plant litter quality and decomposition: a historical overview. In: M.J. Crawley (ed.). *Plant Ecology*: 325-358. Blackwell Science, Oxford.

Hutchinson, G.E. 1975. *A Treatise on Limnology. III: Limnological Botany*. John Wiley & sons. New York.

Ibañez, C., Day jr., J.W. & Pont, D. 1999. Primary production and decomposition of wetlands of the Rhône Delta, France: Interactive impacts of human modifications and relative sea level rise. *J. Coastal Res.* 15: 717-731.

Instrumental Methods for Analysis of Soil and Plant Tissue, 1971. *Soil Science Society of America* 7: 334.

Ishii, J. & Kadono, Y. 2002. Factors influencing seed production of *Phragmites australis*. *Aquat. Bot.* 72: 129-141.

ITGE, 1989. *Sistema Acuífero nº 23. Mancha Occidental*. Dirección General de Aguas Subterráneas, Madrid.

Ives, A.R., Turner, M.G. & Pearson, S.M. 1998. Local explanations of landscape patterns: can analytical approaches approximate simulation models of spatial processes? *Ecosystems* 1: 35-51.

Ivey, C.T. & Richards, J.H. 2001a. Genetic diversity of Everglades sawgrass, *Cladium jamaicense* (Cyperaceae). *Int. J. Plant Sci.* 162: 917-825.

Ivey, C.T. & Richards, J.H. 2001b. Genotypic diversity and clonal structure of Everglades sawgrass, *Cladium jamaicense* (Cyperaceae). *Int. J. Plant Sci.* 162: 1327-1335.

Johnston, C.A. 1991. Sediment and nutrient retention by freshwater wetlands: effects on surface water quality. *Crit. Rev. Environm. Control* 21: 491-566.

Kadlec, R.H. & Knight, R.L. 1996. *Treatment Wetlands*. CRC Lewis Publishers, Boca Ratón.

Keddy, P.A. 2000. *Wetland Ecology. Principles and Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge.

Kiendl, J. 1953. Zum Wasserhaushalt des *Phragmitetum communis* und des *Glycerietum aquaticae*. *Ber. deut. Bot. Ges.* 66: 246-261.

Kirkman, L.K., Lide, R.F., Wein, G. & Sharitz, R.R. 1996. Vegetation changes and land-use legacies of depression wetlands of the Western Coastal Plain of South Carolina: 1951-1992. *Wetlands* 16: 564-576.

Kohl, J.G., Woitke, P., Köhl, H., Dewender, M. & König, G. 1998. Seasonal changes in dissolved amino acids and sugars in basal culm internodes as physiological indicators of the C/N-balance of *Phragmites australis* at littoral sites of different trophic status. *Aquat. Bot.* 60: 221-240.

Kotschy, K.A., Rogers, K.H. & Carter, A.J. 2000. Patterns of change in reed cover and distribution in a seasonal riverine wetland in South Africa. *Folia Geobot.* 35: 363-373.

Krummel, J.R., Gardner, R.H., Sugihara, G., O'Neill, R.V. & Coleman, P.R. 1987. Landscape patterns in a disturbed environment. *Oikos* 48: 321-324.

Ksenofontova, T. 1988. Morphology, production and mineral contents in *Phragmites australis* in different waterbodies of the Estonian SSR. *Folia Geobot. Phytotax.* 23: 17-43.

Kubin, P. & Melzer, A. 1996. Does ammonium affect accumulation of starch in rhizomes of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.? *Folia Geobot. Phytotax.* 31: 99-109.

Kufel, L. 1982. The phosphorus turnover in reed-bed. *Pol. Ecol. Stud.* 8: 87-111.

Köhl, H., Koppitz, H., Rolletschek, H. & Kohl, J.G. 1999. Clone specific differences in a *Phragmites australis* stand I. Morphology, genetics and site description. *Aquat. Bot.* 64: 235-246.

Lambers, H., Chapin, F.S. & Pons, T.L. 1998. *Plant physiological Ecology*. Springer Verlag. New York.

Landolt, E. & Kandeler, R. 1986. The family *Lemnaceae*. A monographic study. Vol. 1. *Veröff. Geobot. Inst. ETH* 71: 1-567.

Landolt, E. & Kandeler, R. 1988. The family *Lemnaceae*. A monographic study. Vol. 2. *Veröff. Geobot. Inst. ETH* 95: 1-638.

Leduc, A., Drapeau, P., Bergeron, Y. & Legendre, P. 1992. Study of spatial components of forest cover using partial Mantel tests and path analysis. *J. Veget. Sci.* 3: 69-78.

Leendestse, P.C., Roozen, A.J.M. & Rozema, J. 1997. Long-term changes (1953-1990) in the salt marsh vegetation at the Boschplaat on Terschelling in relation to sedimentation and flooding. *Plant Ecology* 132: 49-58.

Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74: 1659-1673.

Legendre, P. & Fortin, M.J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.

Legendre, P. & Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. 2nd edition. Elsevier, Amsterdam.

Lessmann, J.M., Brix, H., Bauer, V., Clevering, O.A. & Comín, F.A. 2001. Effects of climatic gradients on the photosynthetic responses of four *Phragmites australis* populations. *Aquat. Bot.* 69: 109-126.

Levin, S.A. 1976. Spatial patterning and the structure of ecological communities. *Lectures on Mathematics in the Life Sciences* 8: 1-35.

Levin, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1983.

Lewis, W.M. jr. 2001. *Wetlands explained*. Oxford University Press. Oxford.

Lind Watt, S.C. 2001. *Plant Ecology and Water-Level Management in a restored Mediterranean Wetland*. Tesis Doctoral. Univ. Girona. Girona.

Lippert, I., Rolletschek, H. & Kohl, J.G. 2001. Photosynthetic pigments and efficiencies of two *Phragmites australis* stands in different nitrogen availabilities. *Aquat. Bot.* 69: 359-365.

Lis-Balchin, M. 2002. *The genera Geranium and Pelargonium*. Taylor and Francis Group. London.

Lissner, J. & Schierup, H.H. 1997. Effects of salinity on the growth of *Phragmites australis*. *Aquat. Bot.* 55: 247-260.

Lissner, J., Schierup, H.H., Comín, F.A. & Astorga, V. 1999a. Effect of climate on the salt tolerance of two *Phragmites australis* populations. I. Growth, inorganic solutes, nitrogen relations and osmoregulation. *Aquat. Bot.* 64: 317-333.

Lissner, J., Schierup, H.H., Comín, F.A. & Astorga, V. 1999b. Effect of climate on the salt tolerance of two *Phragmites australis* populations. II. Diurnal CO₂ exchange and transpiration *Aquat. Bot.* 64: 335-350.

Liu, A.M. & Cameron, G.N. 2001. Analysis of landscape patterns in coastal wetlands of Galveston Bay, Texas (USA). *Landscap. Ecol.* 16: 581-595.

Lorenzen, B., Brix, H., Mendelssohn, I.A., McKee, K.L. & Miao, S.L. 2001. Growth, biomass allocation and nutrient use efficiency in *Cladium jamaicense* and *Typha domingensis* as affected by phosphorus and oxygen availability. *Aquat. Bot.* 70: 117-133.

Maltby, E. & Dugan, P.J. 1994. Wetland ecosystem protection, management, and restoration: an international perspective. In: S.M. Davis, & J.G. Ogden (Eds.), *Everglades, the Ecosystem and its Restoration*. St. Lucie Press, Delray Beach, Florida, pp. 29-47.

Mason, C.F. & Bryant, R.J. 1974. Production, nutrient content and decomposition of *Phragmites communis* Trin. and *Typha angustifolia* L. *J. Ecol.* 63: 71-95.

Mauchamp, A., Blanch, S. & Grillas, P. 2001. Effects of submergence on the growth of *Phragmites australis* seedlings. *Aquat. Bot.* 69: 147-164.

Mayer, T., Ptacek, C. & Zanini, L. 1999. Sediments as a source of nutrients to hypereutrophic marshes of Point Pelee, Ontario, Canada. *Water Res.* 33: 1460-1470.

McNaughton, S.J. 1966. Ecotype function in the *Typha* community-type. *Ecol. Monogr.* 36: 297-325.

Menéndez, M., Martínez, M., Hernández, O. & Comín, F.A. 2001. Comparison of leaf decomposition in two Mediterranean rivers: a large eutrophic river and an oligotrophic stream (S Catalonia, NE Spain). *Int. Rev. Hydrobiol.* 86: 475-486.

Meuleman, A.F.M., Beekman, J.P. & Verhoeven, J.T.A. 2002. Nutrient retention and nutrient-use efficiency in *Phragmites australis* stands after wastewater application. *Wetlands* 22: 712-721.

Meyerson, L.A., Saltonstall, K. Windham, L., Kiviat, E. & Findlay, S. 2000. A comparison of *Phragmites australis* in freshwater and brackish marsh environments in North America. *Wetlands Ecol. Managm.* 8: 89-103.

Miao, S.L. & Sklar, F.H. 1998. Biomass and nutrient allocation of sawgrass and cattail along a nutrient gradient in the Florida Everglades. *Wetlands Ecol. Managm.* 5: 245-263.

Miao, S.L., Newman, S. & Sklar, F.H. 2000. Effects of habitat nutrients and seed sources on growth and expansion of *Typha domingensis*. *Aquat. Bot.* 68: 297-311.

Miao, S.L., Kong, L., Lorenzen, B. & Johnson, R.R. 1998. Versatile modes of propagation in *Cladium jamaicense* in the Florida Everglades. *Ann. Bot.* 82: 285-290.

Mitsch, W.J. & Gosselink, J.G. 2001. *Wetlands*. 3rd edition. Van Nostrand Reinhold, New York.

Mladenoff, D.J., White, M.A., Pastor, J. & Crow, T.R. 1993. Comparing spatial pattern in unaltered old-growth and disturbed forest landscapes. *Ecol. Appl.* 3: 294-306.

Mook, J.H. & van der Toorn, J. 1982. The influence of environmental factors and management on stands of *Phragmites australis*. II. The effects of yield and its relationships with shoot density. *J. Appl. Ecol.* 19: 501-517.

Moran, P.A.P. 1950. Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika* 37: 17-23.

Moos, B. 2001. *The Broads*. Harper Collins Publishers. London.

Newman, S., Schuette, J., Grace, J.B., Rutchey, K., Fontaine, T., Reddy, K.R. & Pietrucha, M. 1998. Factors influencing cattail abundance in the northern Everglades. *Aquat. Bot.* 60: 265-280.

Newman, S., Kumpf, H., Laing, J.A. & Kennedy, W.C. 2001. Decomposition responses to phosphorus enrichment in an Everglades (USA) slough. *Biogeochemistry* 54: 229-250.

Nichols, S.A. & Lathrop, R.C. 1994. Cultural impacts on macrophytes in the Yahara lakes since the late 1800s. *Aquat. Bot.* 47: 225-247.

Niklas, K.J. & Enquist, B.J. 2002. On the vegetative biomass partitioning of seed plant leaves, stems, and roots. *Am. Nat.* 159: 482-497.

Oden, N.L., 1984. Assessing the significance of a spatial correlogram. *Geogr. Anal.* 16: 1-16.

OECD, 1982. *Eutrophication of waters. Monitoring, assessment and control*. Paris.

Olson, J.S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44: 323-331.

O'Neill, R.V., Krummel, J.R., Gardner, R.H., Sugihara, G., Jackson, B., DeAngelis, D.L., Milne, B.T., Turner, M.G., Zygmunt, B., Christensen, S., Dale, V.H. & Graham, R.L. 1989. Indices of landscape pattern. *Landscape Ecol.* 1: 153-162.

Öquist, M.G. & Svensson, B.H. 1996. Non-tidal wetlands. In: RT. Watson, M.C. Zinyowera, R.H. Moss (Eds.), *Climate Change 1995, Impacts, Adaptations and Mitigation of Climate Change: Scientific and Technical Analyses*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 215-239.

Ortega Mayagoitia, E. 2001. *El plancton de Las Tablas de Daimiel: factores que controlan su dinámica*. Tesis Doctoral, Universidad de Valencia.

Ostendorp, W., Tiedge, E. & Hille, S. 2001. Effect of eutrophication on culm architecture of lakeshore *Phragmites* reeds. *Aquat. Bot.* 69: 177-193.

Pauca-Comanescu, M., Clevering, O.A., Hanganu, J. & Gridin, M. 1999. Phenotypic differences among ploidy levels of *Phragmites australis* growing in Romania. *Aquat. Bot.* 64: 223-234.

Pearcy, R.W. 1999. Response of plants to heterogeneous light environments. In: F.I. Pugnaire & F. Valladares (Eds), *Handbook of functional Plant Ecology*. Marcel Dekker Inc., New York, pp. 269-314.

Pérez González, A. 1996. Marco geológico y geomorfológico. In: M. Alvarez Cobelas & S. Cirujano (Eds), *Las Tablas de Daimiel: Ecología acuática y sociedad*. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, pp. 31-34.

Peters, R.H. 1983. *The ecological Implications of Body Size*. Cambridge University Press. Cambridge.

Petersen, R.C. & Cummins, K.W. 1974. Leaf processing in a woodland stream. *Freshwat. Biol.* 4: 343-368.

Polunin, N.V.C. 1982. Processes contributing to the decay of reed (*Phragmites australis*) litter in fresh water. *Arch. Hydrobiol.* 94: 182-209.

Polunin, N.V.C. 1984. The decomposition of emergent macrophytes in fresh water. *Adv. Ecol. Res.* 14: 115-166.

Porter jr., C.L. 1967. Composition and productivity of a subtropical prairie. *Ecology* 48: 937-942.

Pozo, J., González, E., Díez, J. & Elósegui, A. 1997. Leaf-litter budgets in two contrasted forested streams. *Limnetica* 13: 77-84.

van der Putten, W.H. 1997. Die-back of *Phragmites australis* in European wetlands: an overview of the European Research Programme on reed die-back and progression (1993-1994). *Aquat. Bot.* 59: 263-275.

Qualls, R.G. & Richardson, C.J. 2000. Phosphorus enrichment affects litter decomposition, immobilization, and soil microbial phosphorus in wetland mesocosms. *Soil. Sci. Soc. Amer. Proc.* 64: 799-808.

Rea, N. 1996. Water levels and *Phragmites*: decline from lack of regeneration or dieback from shoot death. *Folia Geobot. Phytotax.* 31: 85-90.

Reynolds, C.S. 1997. *Vegetation Processes in the Pelagial*. Ecological Institute. Oldenburg.

Rice, D., Rooth, J. & Stevenson, J.C. 2000. Colonization and expansion of *Phragmites australis* in Upper Chesapeake Bay tidal marshes. *Wetlands* 20: 280-299.

Rodewald-Rudescu, L. 1974. *Das Schilfrohr*. Die Binnengewässer, 27. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. Stuttgart.

Rolletschek, H., Hartzendorf, T., Rolletschek, A. & Köhl, J.G. 1999. Biometric variation in *Phragmites australis* affecting convective ventilation and amino acid metabolism. *Aquat. Bot.* 64: 291-302.

Rolletschek, H., Rolletschek, A., Kühl, H. & Köhl, J.G. 1999. Clone specific differences in a *Phragmites australis* stand II. Seasonal development of morphological and physiological characteristics at the natural site and after transplantation. *Aquat. Bot.* 64: 247-260.

Romero, J.A., Brix, H. & Comín, F.A. 1999. Interactive effects of N and P on growth, nutrient allocation and NH₄ uptake kinetics by *Phragmites australis*. *Aquat. Bot.* 64: 369-380.

Rosell, J. 1998. Análisis socio-económico. In: F. Díaz Pineda, R. Fernández Rubio, G. López Sanz, J. Rosell & J.M. Tarjuelo (Eds), *Comisión de expertos sobre el Plan de Ordenación de los Recursos Naturales y Desarrollo sostenible del Alto Guadiana*. Ministerio de Medio Ambiente y Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha. Madrid. pp. 111-125.

Rossi, R.E., Mulla, D.J., Journel, A.G. & Franz, E.H. 1992. Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecol. Monogr.* 62: 277-314.

Sáez Royuela, R. 1977. Contribución al conocimiento ecológico de Las Tablas de Daimiel. III. Las aguas (1974-1975). *Anales INIA, Serie Recursos Natuales* 3: 101-149.

Saunders, G.W. 1976. Decomposition in freshwater. In: J.M. Anderson & A. Macfadyen (Eds). *The Role of terrestrial and aquatic Organisms in Decomposition Processes*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 341-372.

Sánchez Carrillo, S. 2001. *Hidrología y sedimentación actual de Las Tablas de Daimiel*. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid. Madrid.

Sánchez Carrillo, S. & Álvarez Cobelas, M. 2001. Nutrient dynamics and eutrophication patterns in a semi-arid wetland: the effects of fluctuating hydrology. *Water, Air and Soil Pollut.* 131: 97-118.

Sánchez Carrillo, S., Álvarez Cobelas, M., García González, M.T., Vizcaíno, C. & Angeler, D.G. 2000. Tasas de acreción y características de los sedimentos actuales en el Parque Nacional Las Tablas de Daimiel. *Estudios Geológicos* 56: 239-250.

Sánchez Carrillo, S., Álvarez Cobelas, M. & Angeler, D.G. 2001. Sedimentation in the semi-arid freshwater wetland Las Tablas de Daimiel (Spain). *Wetlands* 21: 112-124.

Sánchez-Carrillo, S., Angeler, D.G., Sánchez-Andrés, R., Alvarez-Cobelas, M. & Garatuza-Payán, J. 2004. Evapotranspiration in semi-arid wetlands: relationships between inundation and the macrophyte cover:open water ratio. *Adv. Wat. Res.* (en prensa).

Sanderson, J. & Harris, L.D. 2001. The ecology in landscape ecology. In: J. Sanderson & L.D. Harris (eds.), *Landscape Ecology. A top-down Approach*. Lewis Publishers. Boca Ratón, pp. 59-72.

Santrucková, H., Pícek, T., Šimek, M., Bauer, V., Kopecký, J., Pechar, L., Lukavská, J. & Cizková, H. 2001. Decomposition processes in soil of a healthy and a declining *Phragmites australis* stand. *Aquat. Bot.* 69: 217-234.

Schlichting, C.D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 667-693.

Seabloom, E.W., Moloney, K.A. & van der Valk, A.G., 2001. Constraints on the establishment of plants along a fluctuating water-depth gradient. *Ecology* 82: 2216-2232.

Shay, J.M., de Geus, P.M.J. & Kapinga, M.R.M. 1999. Changes in shoreline vegetation over a 50-year period in the Delta Marsh, Manitoba in response to water levels. *Wetlands* 19: 413-425.

Silvertown, J.W. 1987. *Introduction to Plant Population Ecology*. Longman Scientific and Technical, Barking.

Sklar, F.H., Gopal, K.K., Maxwell, T. & Costanza, R. 1994. Spatially explicit and implicit dynamic simulations of wetland processes. In: W.J. Mitsch (Ed), *Global Wetlands, Old World and New*. Elsevier Science, Amsterdam, pp. 537-554.

Smouse, P.E., Long, J.C. & Sokal, R.R. 1986. Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. *Syst. Zool.* 35: 627-632.

Sokal, R.R. 1979. Ecological parameters inferred from spatial correlations. In: G.P. Patil & M. Rosenzweig (Eds), *Contemporary quantitative Ecology and related Ecometrics*. International Cooperative Publishing House, Fairland, MY, pp. 167-196.

Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1995. *Biometry*. 3rd edition. W.H. Freeman & Co., New York.

Southwood, T.R.E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? *J. anim. Ecol.* 46: 337-365.

Squires, L. & van der Valk, A.G. 1992. Water-depth tolerances of the dominant emergent macrophytes of the Delta Marsh, Manitoba. *Can. J. Bot.* 70: 1860-1867.

Sterner, R.W. & Elser, J.J. 2002. *Ecological Stoichiometry*. Princeton University Press. Princeton.

Steward, K.K. & Ornes, W.H. 1975. The autoecology of sawgrass in the Florida Everglades. *Ecology* 56: 162-171.

Steward, K.K. & Ornes, W.H. 1983. Mineral nutrition of sawgrass (*Cladium jamaicense* Crantz) in relation to nutrient supply. *Aquat. Bot.* 16: 349-359.

Thoms, M.C. 1998. Floodplain-wetlands: transient storage areas of sediments and pollutants. In: W.D. Williams (Ed), *Wetlands in a Dry Land: Understanding for Management*. Environment Australia, Canberra, pp. 205-216.

Thomson, J.D., Weiblen, G., Thomson, B.A., Alfaro, S. & Legendre, P. 1996. Untangling multiple factors in spatial distributions: lilies, gophers, and rocks. *Ecology* 77: 1698-1715.

van der Toorn, J. & Mook, J.H. 1982. The influence of environmental factors and management on stands of *Phragmites australis*. I. Effects of burning, frost and insect damage on shoot density and shoot size. *J. Appl. Ecol.* 19: 477-499.

Turner, M.G. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 20: 171-197.

Turner, M.G. & Gardner, R.G. (Eds) 1991. *Quantitative Methods in Landscape Ecology*. Springer Verlag, New York.

Turner, M.G., Gardner, R.G. & O'Neill, R.V. 2001. *Landscape Ecology in Theory and Practice*. Springer Verlag. New York.

UNESCO, 1988. *World Water Balance and Water Resources of the Earth*. Paris.

Urban, N.H., Davis, S.M. & Aumen, N.G. 1993. Fluctuations in sawgrass and cattail densities in Everglades Water Conservation Area 2A under varying nutrient, hydrological and fire regimes. *Aquat. Bot.* 46: 203-223.

Van der Valk, A.G. 2000. Vegetation dynamics and models. In: H.R. Murkin, A.G. van der Valk & W.R. Clark (Eds), *Prairie Wetland Ecology: the Contribution of the Marsh Ecology Research Program*. Iowa State University Press, Ames, Iowa, pp. 125-161.

Velasco, M. 2003. *100 años en el desarrollo de la cuenca alta del río Guadiana (1898-1998)*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Políticas y Sociología. Universidad Nacional de Enseñanza a Distancia. Madrid.

Vollenweider, R.A. 1968. *Scientific Fundamentals on the Eutrophication of Lakes and Flowing Waters, with particular reference to Nitrogen and Phosphorus as Factors in Eutrophication*. OECD Report, Paris.

Votrubová, O. & Pechácková, A. 1996. Effect of nitrogen over-supply on root structure of common reed. *Folia Geobot. Phytotax.* 31: 119-125.

Vretare, V., Weisner, S.E.B., Strand, J.A. & Granéli, W. 2001. Phenotypic plasticity in *Phragmites australis* as a functional response to water depth. *Aquat. Bot.* 69: 127-145.

Vymazal, J. 1995. *Algae and element cycling in wetlands*. CRC Press, Boca Raton.

Wang, W., Wang, D. & Yin, C. 2002. A field study on the hydrochemistry of land/inland water ecotones with reed domination. *Acta hydrochim. hydrobiol.* 30: 117-127.

Wear, D.N. & Bolstad, P. 1998. Land-use changes in Southern Appalachian landscapes: spatial analysis and forecast evaluation. *Ecosystems* 1: 575-594.

Webster, J.R. & Benfield, E.F. 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 567-94.

Weisner, S.E.B. & Ekstam, B. 1993. Influence of germination time on juvenile performance of *Phragmites australis* on temporarily exposed bottoms-implications for the colonization of lake beds. *Aquat. Bot.* 45: 107-118.

Weisner, S.E.B. & Strand, J.A. 1996. Rhizome architecture in *Phragmites australis* in relation to water depth: implications for within-plant oxygen transport distances. *Folia Geobot. Phytotax.* 31: 91-97.

Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199: 213-227.

Wetzel, R.G. & Howe, M.J. 1999. High production in a herbaceous perennial plant achieved by continuous growth and synchronized population dynamics. *Aquat. Bot.* 64: 111-129.

Whigham, D., Pittek, M., Hofmockel, K.H., Jordan, T. & Pepin, A.L. 2002. Biomass and nutrient dynamics in restored wetlands on the outer coastal plain of Maryland, USA. *Wetlands* 22: 562-574.

White, S.D. & Ganf, G.G. 2001. The influence of convective flow and sediment type on root morphology in *Typha domingensis*. *Aquat. Bot.* 70: 151-161.

Williams, C.B. 1964. *The Balance of Nature*. Academic Press, New York.

Windham, L. 2001. Comparison of biomass production and decomposition between *Phragmites australis* (common reed) and *Spartina patens* (salt hay grass) in brackish tidal marshes of New Jersey, USA. *Wetlands* 21: 179-188.

Wrubleski, D.A., Murkin, H.R., van der Valk, A.G. & Nelson, J.W. 1997. Decomposition of emergent macrophyte roots and rhizomes in a northern prairie marsh. *Aquat. Bot.* 58: 121-134.

Wu, J. & Levni, S.A. 1994. A spatial patch dynamic modeling approach to pattern and process in an annual grassland. *Ecol. Monogr.* 64: 447-464.

Wu, J. & Loucks, O.L. 1995. From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. *Quart. Rev. Biol.* 70: 439-466.

Yoda, K., Kira, T., Ogawa, H. & Ozumi, K. 1963. Intraspecific competition in higher plants. XI. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated conditions. *J. Biol., Osaka City Univ.* 14: 107-129.

APÉNDICE FOTOGRÁFICO



En la zona del molino de Molemocho se realizaron los experimentos de descomposición de los macrófitos emergentes, pues estaba inundada interanualmente de modo permanente.



Cerca de la tabla de la Isla del Maturro, se ubica el Centro de Visitantes del Parque Nacional. En la tabla se intenta mantener un nivel mínimo de inundación esencial para la atracción de la avifauna (izquierda), tan apreciada por los turistas. En 2001, hubo un gran aporte de agua superficial a esta tabla por trasvase (derecha).



En la Tabla del General, tras la escasa inundación del año 2000, el aporte del agua superficial por trasvase en 2001 fue el doble (izquierda) que la del año anterior y de mejor calidad, lo que dio como resultado un buen crecimiento de la enea en el verano y su proliferación hacía el interior de esa tabla (derecha). Sin embargo, el hidronivel

no se mantuvo durante todo el verano y la enea murió antes de alcanzar a la floración.



El crecimiento de la mancha de carrizo (*Phragmites australis*) en la tabla del General fue registrado mensualmente en cinco puntos a lo largo del perímetro de su mancha monoespecífica, empleándose el siguiente método para ello: tres varillas móviles fueron atadas mediante una cuerda a varillas fijas a lo largo del perímetro alcanzado por la planta en el año anterior.



En la zona del Cachón de la Leona, se puede ver todo el canal seco tras la escasa inundación del verano de 2000 (izquierda). Sin embargo, en la primavera del año siguiente el aporte de agua superficial por trasvase fue el doble y de mejor calidad que la del año anterior (derecha), lo que dio origen a un crecimiento tardío de la enea en el verano de ese año y a su proliferación masiva en gran parte del canal.



Muestreo de la biomasa soterránea a partir de la extracción de un metro cúbico del sedimento superior en cada mancha monoespecífica en distintos lugares del Parque Nacional. Después de la extracción de la muestra, se midió la profundidad máxima hasta donde llegaban las raíces.



Los rizomas y raíces de las distintas especies de los macrófitos emergentes también se puede diferenciar entre sí, aunque se trate de una muestra mezclada. *Cladium mariscus* (masiega), arriba a la izquierda; *Typha domingensis* (enea), arriba a la derecha; *Phragmites australis* (carrizo), abajo.

